ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 66

10

ОКТЯБРЬ



«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1981

Журнал основан в 1916 г.
Издается 12 раз в год

Зав. редакцией *М. П. Тулина.* Технический редактор *Г. А. Смирнова.*
Корректоры *О. И. Буркова* и *Е. Ю. Вахтина*

Сдано в набор 7.07.81. Подписано к печати 18.09.81. М-20168. Формат бумаги $70\times108^1/_{16}$.
Бумага № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Печ. л. $9^1/_2+3$ вкл. ($^3/_8$ печ. л.) = =13.82 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 14.54. Тираж 2617. Тип. зак. 526.

Издательство «Наука», Ленинградское отделение
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 218-36-12

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

(581.4+581.5): 582.572.2

М. В. Баранова

ЭКОЛОГО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПОДЗЕМНЫХ ОРГАНОВ У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *FRITILLARIA (LILIACEAE)*

M. V. BARANOVA. ECOLOGO-MORPHOLOGICAL PECULIARITIES OF THE UNDERGROUND ORGANS OF THE REPRESENTATIVES OF THE GENUS *FRITILLARIA* (*LILIACEAE*)

Изучены строение подземных органов и особенности их формирования в онтогенезе. В пределах рода *Fritillaria* выделено три основных типа луковиц со своими особенностями развития и структуры. Определены ведущие признаки луковиц и показано их значение для таксономии рода. Установлена корреляция между типом структуры подземных органов и экологическими условиями. Среди представителей рода выделены луковицы мезоморфного и ксероморфного строения. У этого рода и ближайшего рода *Lilium* выявлены сходные черты приспособления подземных органов к сходным условиям произрастания.

Изучение жизненных форм в конкретных таксономических группах имеет многостороннее значение; в частности, оно дает возможность более обоснованно судить о направлении и путях преобразования жизненных форм в ходе эволюции на фоне исторических изменений экологических условий. Доказано, что ряд признаков жизненных форм имеет высокую таксономическую ценность и может использоваться для систематических построений. Все это в полной мере относится к таксономическим группам луковичных растений, которые в этом аспекте изучены еще недостаточно полно.

Луковица — постоянный в течение календарного года орган луковичного растения. Признаки ее строения константны для вида, а нередко характеризуют и более крупные таксономические единицы. В диагностике луковичных растений они могут играть большую роль. Это подтверждает ряд работ, в которых для таксономии использованы признаки строения луковиц (Chouard, 1931; Василевская, 1939; Баранова, 1962, 1965; Zahariadi, 1962; Артюшенко, 1963, 1970; Мордак, 1970; Давлианидзе, 1976). Число подобных работ еще невелико из-за недостатка данных по строению и формированию луковиц в различных систематических группах.

Особый интерес представляет связь структуры луковичных растений с экологическими условиями, включая климат, почвы, освещение, влажность, фитоценотический фактор и т. д. Хотя эта связь очень сложна, все же на примере воздействия некоторых факторов среды, таких как температура и влажность, можно проследить возможные пути становления структуры растения в ходе эволюции.

Объектом настоящего изучения избран род *Fritillaria* L.,[1] все виды которого, а их около 100, — луковичные растения, произрастающие в уме-

[1] Род мы рассматриваем в широком объеме с включением подродов *Fritillaria*, *Petilium* (L.) Baker, *Theresia* (C. Koch) Baker, *Rhinopetalum* (Fisch.) Baker, *Korolkowia* (Regel) Baker, *Liliorrhiza* (Kellogg) Baker (Baker, 1874; Turrill, 1948; Beck, 1953; Rix, 1977).

ренной и субтропической зонах северного полушария. Строение луковиц в пределах рода достаточно разнообразно. На это обращали внимание многие исследователи, подчеркивая особое значение признаков строения луковиц для таксономии рода *Fritillaria* (Stapf, 1925; Beetle, 1944; Turrill, 1948, 1950, 1952; Beck, 1948, 1953; Macfarlane, 1975). W. Turrill (1952: 119) писал: «В семействе *Liliaceae* в целом и особенно в роде *Fritillaria* подземные органы имеют исключительно важное значение как для правильного определения видов, так и для научной внутриродовой классификации». Между тем вплоть до настоящего времени лишь немногие виды рода *Fritillaria* стали объектами морфологического изучения (Beck, 1948; Бочанцева, 1963; Попова, 1965; В. Скрипчинский, Вл. Скрипчинский, 1965; Головкин, 1967; Двораковская, 1973; Гомозова, 1974).

Перед нами стояла задача изучить структуру побегов у различных представителей рода *Fritillaria* и их формирование в онтогенезе; выявить признаки строения луковиц, которые могут быть использованы как диагностические для внутриродовой классификации; наметить пути преобразования подземных органов в пределах рода в ходе эволюции таксонов.

Работа проводилась на материале коллекции сем. *Liliaceae* Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР. Растения коллекции были собраны в природе (Кавказ, Средняя Азия, Дальний Восток) или выращены из семян, многие из которых собраны или получены из мест произрастания видов.

Структура и формирование побегов у видов рода *Fritillaria*

Все виды рода *Fritillaria* — симподиально ветвящиеся полурозеточные растения. Луковица фритиллярии — это розеточная часть монокарпического побега с укороченными междоузлиями и метаморфизированными в чешуи низовыми листьями. Надземная часть побега имеет более или менее удлиненные междоузлия. Таким образом, монокарпический побег представителей рода *Fritillaria* — их основная структурная единица — слагается из двух частей: подземной (розеточной) части с запасающими низовыми листьями (чешуями) (рис. 1, *II*, a^2) и надземной (удлиненной) части, несущей ассимилирующие листья и цветки (рис. 1, *II*, a^1). Система укороченных частей побегов одного года или нескольких лет (порядков) составляет луковицу фритиллярии. Ее строение определяют не только число побегов, их возраст и характер их ветвления, но и тип и число чешуй на их осях. Луковицы фритиллярий возобновляются ежегодно и в своем составе не имеют побегов прошлых лет.

Побеги изученных представителей рода *Fritillaria* ветвятся симподиально за счет развития боковой почки, расположенной в пазухе верхнего запасающего листа луковицы.

Тип ветвления у луковичных растений определить довольно сложно, поскольку узлы в луковице сильно сближены, и установить местоположение почки возобновления трудно. В некоторых случаях верхушечная почка смещается цветоносом в сторону и тогда занимает положение боковой, а боковая, разрастаясь, может сместиться к верхушке. В таких случаях необходимо обращать внимание на расположение первой чешуи почки по отношению к цветоносу. В боковой почке она должна быть расположена спинной (адаксиальной) стороной к цветоносу (Артюшенко, 1970). Такое положение и занимает первая чешуя почки возобновления у видов рода *Fritillaria*.

Мы изучали представителей рода с луковицами различного строения. Было прослежено формирование растений в онтогенезе и изучен годичный цикл, т. е. развитие зрелых растений в течение календарного года. В результате изучения все виды были подразделены на три группы, каждая из которых характеризуется определенным типом структуры луковиц и особенностями их формирования.

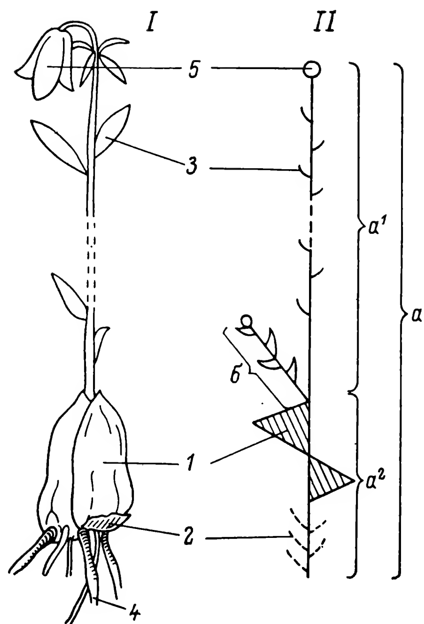


Рис. 1. *Fritillaria pallidiflora* в период цветения.

1 — общий вид, *II* — схема строения растения; *а* — монокарпический побег (условно побег I порядка), a^1 — надземная часть монокарпического побега (цветоносный побег), a^2 — подземная часть монокарпического побега (луковица), *б* — побег будущего года (условно побег II порядка); *1* — запасающие чешуи луковицы, *2* — пленчатые чешуи, *3* — листья цветоносного побега, *4* — придаточные корни, *5* — цветок.

Первый тип. Луковица черепитчатая, формируется на столоне и составлена многочисленными (до 50) мелкими узкими рыхло расположенными чешуями. Подобные луковицы имеют *Fritillaria camschatcensis* (L). Ker-Gawl., *F. maximowiczii* Freyn, *F. dagana* Turcz. ex Trautv.

Особенности структуры побегов у растений с луковицами первого типа рассмотрим на примере *F. camschatcensis*, проследив годичный цикл ее развития и формирования из семян.

Цветоносный побег *F. camschatcensis* достигает 30—50 см выс. и несет 10—20 широколанцетных листьев, сближенных в 2—4 «мутовки». Цветки ширококолокольчатые темно-бурые. Луковица белая многочешуйная, до 4 см в диам. Цветет растение в мае.

Во время цветения растения в луковице у основания цветоносного побега (условно — надземный побег I порядка) в пазухе верхней запасающей чешуи видна почка — побег будущего года (побег II порядка). В это время в ней активно идет процесс заложения новых зачатков. Емкость почки составляет 15—20 зачатков. Сразу после окончания цветения междоузлия первых 6—10 зачатков чешуй почки начинают разрастаться, формируя столон, который выносит почку за пределы материнской луковицы (рис. 2, *б*). С этого времени монокарпический побег (почка) формируется вне ее. Дальнейшее развитие побега будущего года, т. е. молодой замещающей луковицы, идет на верхушке столона (рис. 3, $б^2$).

К концу июля, после окончания вегетации, в почке заложены все вегетативные органы побега будущего года (побега II порядка). Однако определить границу между укороченной подземной и удлиненной надземной частями будущего побега еще трудно: нет различия между зачатками низовых запасающих листьев и будущих ассимилирующих листьев. Эта граница становится заметной только в период формирования цветков на верхушке побега, в августе, когда начинает растягиваться нижнее междоузлие будущего цветоносного побега. В этот период можно видеть, что число зачаточных метамеров укороченной части побега больше числа метамеров удлиненной. В то же время у основания цветоносного побега будущего года, в пазухе его верхней запасающей чешуи закладывается новая почка — зачаток побега III порядка (рис. 3, *II*, *в*), а у основания молодой луковицы, на границе со столоном, формируется кольцо тонких придаточных корней (рис. 3, *I*, *4*). Контрактильные корни у *F. camschatcensis* не формируются.

Полная дифференциация цветков на побеге II порядка заканчивается в сентябре—октябре, и этим завершается внутрипочечное формирование монокарпического побега, которое длится около года. К этому времени в новой почке (побег III порядка) закладывается до 15 зачатков низовых листьев. Осенью подземный орган *F. camschatcensis* представлен двумя разновозрастными луковицами — материнской и дочерней, соединенными столоном (рис. 3, *I*).

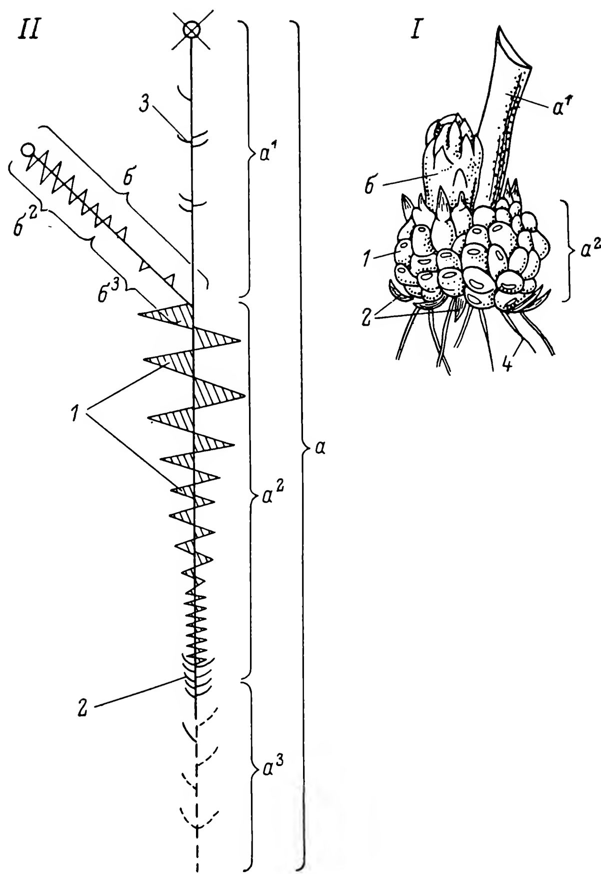


Рис. 2. *Fritillaria camschatcensis* после окончания цветения (июнь).

a^3 — отмерший столон монокарпического побега I порядка, $б^2$ — укороченная часть монокарпического побега II порядка, $б^3$ — столон монокарпического побега II порядка. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

Весной следующего года, к началу вегетации, материнская луковица и столон отмирают. Луковица *F. camschatcensis* не сохраняет побегов прошлых лет в своем составе. Остается только дочерняя луковица. Низовые листья, ее составляющие, еще тонкие. Лишь с началом вегетации начинает активизироваться процесс накопления в них запаса питательных веществ, причем не во всех низовых листьях: 8—15 наружных так и остаются тонкими и пленчатыми и вскоре засыхают, а весь запас откладывается только во внутренних. При этом сильно разрастаются лишь основания низовых листьев, превращаясь в чешуи, а верхушки, соответствующие листовым пластинкам, остаются пленчатыми, вскоре засыхают и опадают, оставляя сверху рубцы. Низовые листья луковицы (чешуи) — это метаморфизированные розеточные листья, у которых сильно разрастается влагалище, становясь утолщенным, а листовая пластинка редуцируется. Происхождение низовых и ассимилирующих листьев одинаково. Их заложение и развитие на ранних стадиях сходны. Лишь после того как листовые примордии достигнут 1—2 мм, их дальнейшая дифференциация пойдет по-разному. Активизация клеточных делений в основании примордия — в зоне будущего влагалища — приводит к формированию низового листа. При этом пластинка листа у такого зачатка развивается слабо или не развивается совсем. Если же активные клеточные деления происходят в верхней части примордия, то формируется ассимилирующий лист (Denne, 1960). Причины локализации активных делений клеток в том или ином участках примордия пока не ясны.

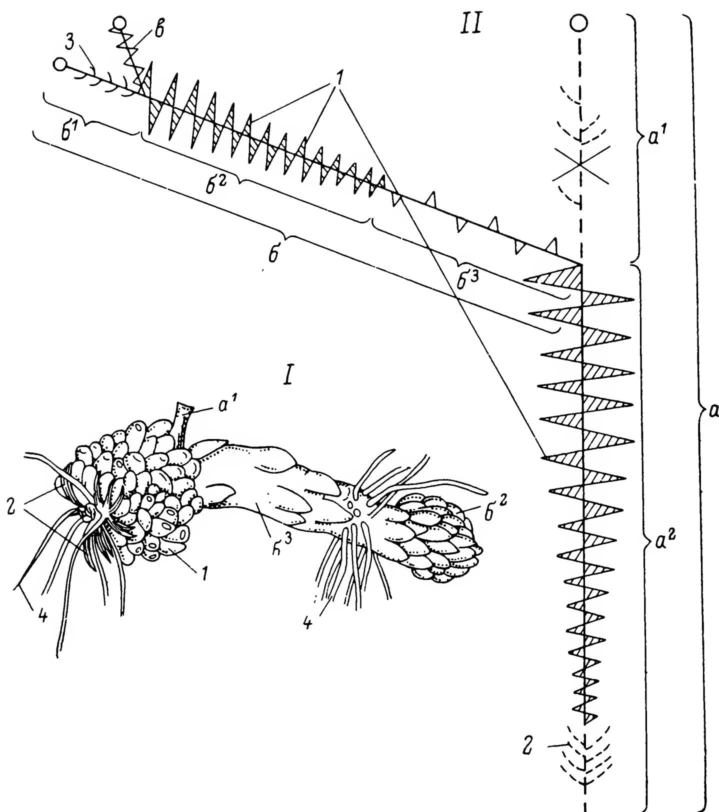


Рис. 3. *Fritillaria camschatcensis* после окончания вегетации (сентябрь).

б¹ — цветоносный побег (надземная часть побега II порядка), *в* — побег второго, будущего года (условно зачаток побега III порядка). Остальные обозначения те же, что и на рис. 1 и 2.

У *F. camschatcensis* разросшиеся мелкие белые, похожие на зерна риса чешуи рыхло располагаются на донце луковицы и легко отделяются от него при прикосновении. Они служат для вегетативного размножения.

Проследим формирование растения *F. camschatcensis* из семени.

Прорастание семян у этого вида надземное, при этом развиваются зеленая линейно-ланцетная семядоля и 1—2 низовых листа, в которых откладывается весь запас питательных веществ однолетней луковицы. Таким образом, на первом годичном побеге растения чешуевидные листья следуют за зелеными. Влагалище семядоли разрастается слабо и в конце первого года вегетации отмирает. На второй год развивается второй годичный побег, продолжающий нарастание главной оси. Он несет один ассимилирующий лист и два низовых (рис. 4, *1*). Запасные вещества откладываются и во влагалище зеленого листа, и в низовых листьях.

На третий-четвертый год главный побег сеянца продолжает нарастать, но нижняя часть годичного прироста имеет форму столона (рис. 4, *2*). Формирующийся столон является продолжением главной оси. На верхушке столона на сближенных узлах расположены ассимилирующие листья с сочными влагалищами и низовые листья, которые вместе формируют луковицу. С появлением столона розеточный, моноподиально нарастающий годичный побег, характерный для однолетних и двулетних сеянцев, преобразуется в своеобразный полурозеточный, продолжающий нарастать моноподиально. В этом случае столон представляет собой безрозеточную часть годичного побега, а молодая луковица на его верхушке — розеточную часть.

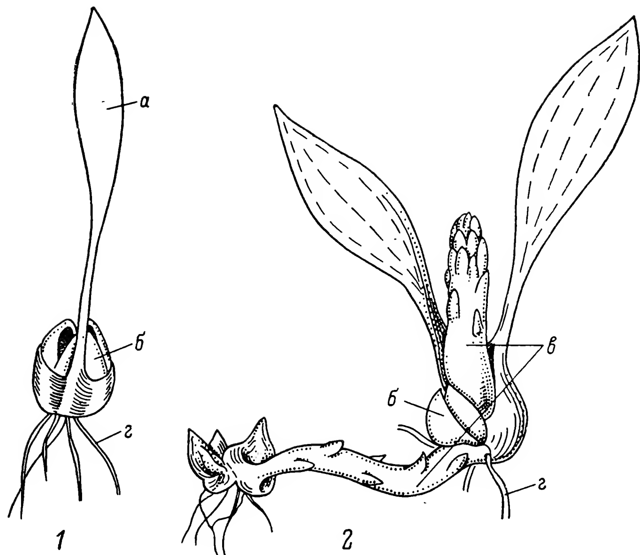


Рис. 4. Сеянцы *F. camschatcensis.*

1 — двухлетний сеянец, *2* — четырехлетний сеянец; *а* — первый лист, *б* — низовые листья, *в* — молодой столон, *г* — придаточные корни.

В последующие годы число низовых листьев годичного побега увеличивается. Часть их расположена на столоне. Однако низовые листья столона не запасают питательных веществ и засыхают вместе со столоном в конце вегетации. Таким образом, у растения отмирает более старая часть годичного побега. Запасающими становятся только низовые листья, расположенные на верхушке столона, и влагалища ассимилирующих листьев.

Первый удлиненный надземный годичный побег появляется у *F. camschatcensis* на пятый-седьмой годы. Он несет только листья. После его отмирания происходит смена нарастания системы побегов с моноподиального на симподиальное. Таким образом, «перевершинивание» у *F. camschatcensis* определяется не изменением структуры побега, а появлением первого надземного побега и проходит в прегенеративном (виргинильном) периоде. Цветет растение на шестой-восьмой годы. Первые цветки появляются на надземном побеге II или III порядка.

Итак, для столонообразующих видов характерны следующие особенности строения и формирования побегов: 1. Монокарпический побег зрелого растения формируется вне материнской луковицы; он складывается из подземной укороченной части (луковица), из подземной удлиненной (столон) и надземной удлиненной частей (цветоносный побег). Продолжительность жизни частей побега неодинакова: цветоносный (надземный) побег и столон живут один год, укороченная часть — до 2.5 лет. 2. Число метамеров надземной части побега превосходит число метамеров цветоносного побега. 3. Среди придаточных корней отсутствуют контрактильные. Заглубляет луковицу столон — подземный плагиотропный побег. Его рост направлен так, что замещающая луковица оказывается на оптимальной глубине. 4. Годичный побег одно-двулетнего сеянца розеточный, моноподиально нарастающий. Появление столона преобразует структуру побега в полурозеточную, не изменяя типа его нарастания. Питательные вещества у ювенильных растений откладываются и в низовых листьях, и во влагалищах ассимилирующих (кроме низовых листьев столона). 5. Прегенеративный (виргинильный) период составляет у них 5—7 лет. 6. Переход от моноподиального нарастания к симподиальному происходит в прегенеративный период, после формирования первого надземного побега.

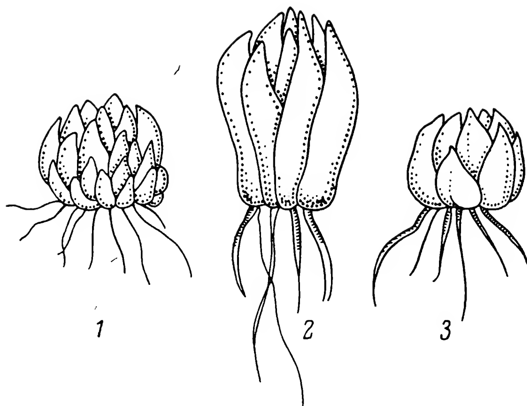


Рис. 5. Луковицы североамериканских видов рода *Fritillaria*.
1 — *F. lanceolata*, *2* — *F. agrestis*, *3* — *F*, *biflora*.

Столонообразующие виды рода *Fritillaria* демонстрируют своеобразный тип структуры подземных органов. Один из них — *F. camschatcensis* — занимает обширный ареал. Это единственный вид рода, который встречается как в Северной Америке (западное побережье Аляски, Канады и США, до низовья р. Колумбии), так и в Азии (п-ов Камчатка, острова Сахалин, Хоккайдо, Хонсю, Алеутские и Курильские, Приморский край). Он растет в лесах, на болотистых местах, среди густой травы и кустарников. На увлажненных участках в лиственничных и березовых лесах Восточной Сибири и Дальнего Востока растут и два других столонообразующих вида — *F. dagana* и *F. maximowiczii*. Столонообразующие многочешуйные луковицы залегают почти у поверхности почвы — на глубине не более 4 см. В результате ее смыва луковицы снова заглубляются в почву только с помощью столона, контрактильные корни у них не формируются.

Столонообразующие виды, и особенно *F. camschatcensis*, отличаются высокой интенсивностью вегетативного размножения за счет рыхло расположенных чешуй луковиц. Чешуи легко отделяются от луковицы и укореняются, являясь своеобразными органами вегетативного размножения. Это послужило причиной того, что чешуи нередко в литературе неправильно называют луковицами-детками. Подобное размножение позволяет виду удерживать огромную территорию обитания, несмотря на то что семенное размножение у растений почти полностью подавлено.

Второй тип. Луковицы черепитчатые без столонов, состоят из нескольких (до 20) округлых или ланцетных с узкими основаниями чешуй, более или менее рыхло расположенных на донце. Луковицы подобного строения имеют североамериканские виды рода (рис. 5).

Среди североамериканских видов рода *Fritillaria* выделяются две группы по числу и размеру чешуй в луковицах. У видов первой группы в луковицах свыше 10 узких чешуй, до 0.5 см дл.; наружные чешуи нередко округлые, мелкие (*F. lanceolata* Pursh, *F. phacanthera* Eastwood, *F. recurva* Benth. и др.). Виды второй группы имеют 5—10 ланцетных чешуй до 1 см дл.; мелких чешуй у них нет (*F. agrestis* Greene, *F. biflora* Lindl., *F. liliacea* Lindl., *F. pluriflora* Torrey и др.).

Строение растения рассмотрено на примере *F. biflora*. Высота растения 25—45 см. Цветоносный побег несет 3—7 сближенных листьев и 2—4 темно-пурпуровых колокольчатых цветка. Луковица до 2.5 см в диам., составлена 6—9 ланцетными чешуями. Вид произрастает на открытых травянистых склонах холмов в Калифорнии. На родине растения начинают вегетацию после осенних дождей, в октябре—ноябре, и в феврале—марте цветут.

В период цветения у основания цветоносного побега (побег I порядка) видна почка возобновления (побег II порядка), в которой заложены все

или почти все низовые листья побега будущего года. Формирование побега проходит внутри материнской луковицы и завершается в летние месяцы. В почке возобновления формируются 20—27 листовых зачатков. Из них 15—18 — низовые листья, а остальные — будущие ассимилирующие листья надземного побега. У *F. biflora* число заложенных в почке низовых листьев обычно превышает число ассимилирующих листьев. Однако не все заложенные низовые листья становятся запасающими чешуями: разрастаются и становятся запасающими только внутренние (последние) низовые листья побега (у *F. biflora* 6—9 низовых листьев), а наружные (первые) засыхают и отмирают вместе с частью донца, на котором они расположены. Эта же особенность характерна и для столонообразующих видов. Одновременно с окончанием формирования побега II порядка закладывается новая почка — побег III порядка. Осенью, с началом вегетации растения, появляются многочисленные придаточные корни с хорошо заметной при основании зоной втягивания.

Ограниченность материала по североамериканским видам *Fritillaria* не позволила на большем числе видов и более детально проследить годичный цикл развития растений. Однако полученные данные выявили ряд особенностей их структуры по сравнению со столонообразующими видами.

Наиболее четко проявились эти особенности при изучении развития растений из семян, которое мы проследили на *F. biflora*, *F. agrestis*, *F. roderickii* Knight, *F. lanceolata*, *F. glauca* Greene, *F. liliacea*, *F. pluriflora*. Семена североамериканских видов, как и остальных видов рода, прорастают надземно.

Отличие от евро-азиатских видов проявляется в первый же год и состоит в том, что функцию запаса у североамериканских видов выполняют только ассимилирующие органы (семядоли и листья), причем запас питания откладывается только в основании семядоли или в основании ассимилирующих листьев, а их зеленые пластинки засыхают и отмирают. Низовые листья, которые формируются со второго года, остаются пленчатыми и засыхают в конце вегетации сеянцев. Проростки и ювенильные растения американских фритиллярий имеют вид «клубней», представляющих разросшееся основание семядоли или листьев (рис. 6). На их верхушке виден рубец от опавшей зеленой пластинки, а сбоку, у основания, расположена верхушечная почка возобновления. С возрастом число заложенных низовых листьев увеличивается, но роль запасающих выполняют только основания ассимилирующих листьев. Лишь после формирования первого надземного побега функцию запаса берут на себя внутренние низовые листья, но наружные по-прежнему остаются пленчатыми. Низовые листья при отложении в них запасных питательных веществ разрастаются только в основании, а их пленчатые верхушки отсыхают.

До появления первого надземного побега годичный побег сеянцев североамериканских видов имеет моноподиально нарастающую розеточную структуру. С его появлением структура побега изменяется на полурозеточную. После этого дальнейшее нарастание побега осуществляется за счет пазушной почки, расположенной у основания надземного побега, т. е. протекает симподиально. Первый надземный побег появляется на четвертый-шестой год и не несет цветков. Они формируются на надземном побеге II или III порядков. Таким образом, перевершинивание не связано с переходом растения к цветению и проходит в прегенеративный период. Первое цветение у североамериканских фритиллярий наступает обычно на пятый-седьмой год после посева семян.

В формировании луковиц фритиллярий четко прослеживается их розеточная природа. Они представляют собой метаморфизированную розетку, у которой чешуи есть не что иное, как метаморфизированные розеточные листья. У луковиц североамериканских видов и видов первого типа сохраняются все следы происхождения от розетки: они составлены мелкими, многочисленными, узкими с пленчатыми редуцированными верхушками чешуями, свободно расположенными на донце.

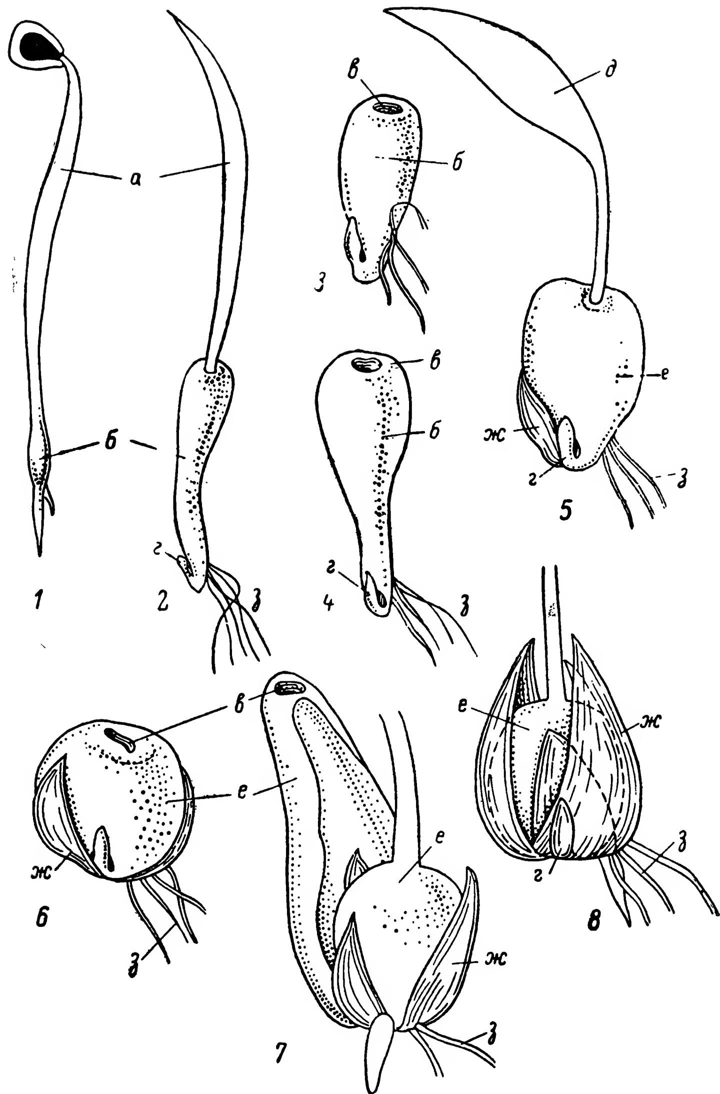


Рис. 6. Сеянцы североамериканских видов рода *Fritillaria*.

1 — проросток *F. glauca*, *2* — однолетний сеянец *F. agrestis*, *3* — однолетний сеянец *F. glauca*, *4* — однолетний сеянец *F. liliacea*, *5* — двухлетний сеянец *F. liliacea*, *6* — двухлетний сеянец *F. roderickii*, *7* — трехлетний сеянец *F. biflora*, *8* — трехлетний сеянец *F. agrestis*; *а* — пластинка семядоли (связник), *б* — влагалище семядоли, *в* — рубец — место опадения пластинки семядоли (или листа), *г* — почка возобновления, *д* — пластинка листа, *е* — влагалище листа, *ж* — низовые листья, *з* — придаточные корни.

Итак, представителей североамериканских видов рода, имеющих луковицы второго типа, характеризуют следующие особенности: 1. Монокарпический побег зрелого растения формируется внутри материнской луковицы. Он состоит из подземной укороченной части (луковица) и надземной, удлиненной (цветоносный побег). Продолжительность жизни цветоноса — около одного года, луковицы — около двух лет. 2. Число метамеров подземной части превосходит число метамеров цветоносного побега (обычно у видов первой группы) или равно ему (обычно у видов второй группы). 3. Придаточные корни имеют хорошо выраженную зону втягивания. 4. Годичный побег ювенильных растений розеточный с моноподиальным нарастанием; функции листьев годичного побега разделены: запасные питательные вещества откладываются только в основаниях ассимилирующих листьев, а низовые листья остаются пленчатыми и выполняют функ-

цию защиты почки возобновления. 5. Прегенеративный период составляет у растений 4—6 лет. 6. Смена моноподиального нарастания на симподиальное проходит после смены структуры годичного побега в прегенеративный период.

Виды рода *Fritillaria* с луковицами второго типа произрастают в Северной Америке, на западе США, главным образом в штате Калифорния, в районах со средиземноморским типом климата. Местообитания североамериканских видов довольно разнообразны, несмотря на сравнительно небольшую территорию штата Калифорния и высокую концентрацию там (17 видов) фритиллярий.

Одни из них встречаются в лесах, в тени деревьев, на рыхлой насыщенной влагой почве. В подобных условиях произрастают виды первой группы с луковицами второго типа — *F. multiflora* Kellogg, *F. mutica* Lindl., *F. lanceolata*, *F. phaeanthera*, *F. brandegei* Eastwood и др. Их луковицы залегают в почве на глубине 8—10 см. Заглубление луковиц происходит с помощью придаточных корней, у которых при основании выражена зона втягивания. Наружные мелкие чешуи луковиц служат органами вегетативного размножения. Развитие растений из чешуй идет медленно, и в течение многих лет они не цветут. Нередко можно видеть в природе большие колонии растений, среди которых цветут лишь единичные экземпляры (Macfarlane, 1975). Виды этой группы отличаются высокой степенью стерильности. В популяции *F. phaeanthera*, например, свыше 60% цветков имели недоразвитый пестик и 30% — стерильную пыльцу (Beetle, 1947).

Ареалы североамериканских видов с многочешуйными луковицами очень невелики и связаны с районами, где сохранились остатки третичных лесов. Это относится как к лесным североамериканским видам, так и к столонообразующим, произрастающим в Азии в сходных условиях повышенной влажности. Подобный тип структуры луковицы и всего растения связан с влажными условиями произрастания и является, по-видимому, наиболее древним в роде (луковицы мезоморфного строения). И именно в луковицах мезоморфного строения следы происхождения от розетки видны особенно четко

Виды второй группы рода *Fritillaria* встречаются в более сухих местообитаниях: на открытых полянах, на лугах и каменистых осыпях на глинистой или щебнистой почве. Виды этих местообитаний — *F. biflora*, *F. agrestis*, *F. liliacea*, *F. pluriflora* и др. — имеют более плотные луковицы с довольно крупными ланцетными чешуями, число которых не превышает 7—10. Следы розеточности у этих видов выражены не столь четко, как у видов первой группы. Открытые и более сухие условия произрастания способствовали формированию более широких и крупных чешуй, обеспечивающих лучшую защиту почек возобновления. Развитие контрактильных корней привело к втягиванию луковиц в грунт на достаточную глубину (15—25 см) для защиты их от пересыхания в период жаркого сухого лета. Луковицы луговых видов не имеют снаружи мелких рыхло расположенных чешуй и вегетативно слабо размножаются. В данных условиях эти чешуи не могли бы служить органами вегетативного размножения из-за глубокого залегания луковиц в почве. Однако все эти растения обильно плодоносят. Здесь небезынтересно отметить разнообразие опылителей американских луговых фритиллярий — от мух до колибри (Macfarlane, 1975).

Т р е т и й т и п. Луковицы состоят из 1—3 (4) очень сочных широких плотно расположенных чешуй. В пределах типа выделяются две группы видов:

1 группа. Виды, у которых луковицы составлены 2—3 сочными, несросшимися или едва сросшимися при основании чешуями. Такие полутуникатные луковицы характерны для большинства видов рода (*F. meleagris* L., *F. caucasica* Adam, *F. lutea* Mill., *F. crassifolia* Boiss. et Huet., *F. karelini* Baker, *F. pallidiflora* Schrenk и др.) (рис. 7, *I*).

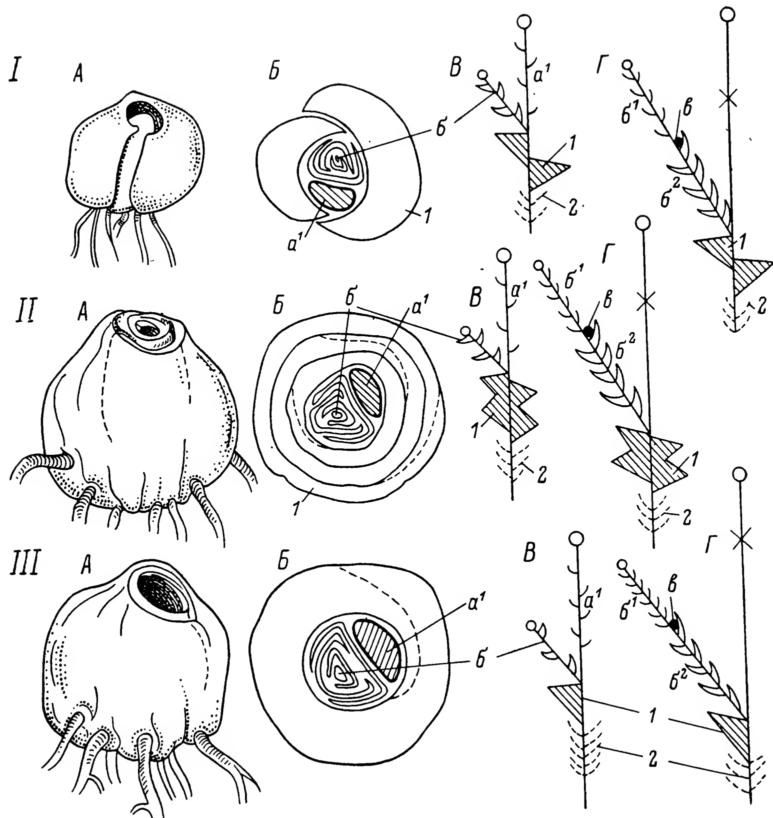


Рис. 7. Виды рода *Fritillaria* с луковицами третьего типа.

I — *F. meleagris*, II — *F. imperialis*, III — *F. sewerzowii*; А — общий вид луковицы, Б — поперечный разрез луковицы (май), В — схема строения растения в период цветения (май), Г — схема строения растения после завершения вегетации (сентябрь). Остальные обозначения те же, что и на рис. 1—3.

2 группа. Виды, у которых луковицы состоят из 1—4 сочных сросшихся или полусросшихся чешуй — туникатные луковицы (*F. raddeana* Regel, *F. imperialis* L., *F. sewerzowii* Regel) (рис. 7, *II*, *III*).

В первой группе структура побегов изучена на примере *F. pallidiflora* (рис. 1). Ее цветоносный побег достигает 40, а иногда 70 см выс., несет 20—30 сизоватых широколанцетных листьев и 1—5 поникающих зеленовато-желтых цветков. Цветет растение в мае.

Луковица цветущего растения достигает 3 см в диам. и состоит из двух-трех очень сочных широких незамкнутых чешуй, плотно охватывающих одна другую и сросшихся друг с другом в основании (рис. 7, *I*). Во время цветения растения у основания цветоносного побега (побег I порядка) видна почка — зачаточный побег будущего года (побег II порядка), в которой заложено в это время 3—5 зачатков низовых листьев. К концу вегетации, в начале июля, побег будущего года достигает 2.5 см и несет до 10 листовых зачатков; через месяц их уже — 20—24. Первые 5—9 листовых зачатков — низовые листья, остальные — будущие ассимилирующие листья цветоносной части побега. В августе, в период формирования цветков, на побеге II порядка, у его основания, закладывается новая почка (побег III порядка). До наступления зимних месяцев в этой почке формируются 2—3 зачатка низовых листьев. Таким образом, формирование монокарпического побега будущего года (побега II порядка) полностью завершается в сентябре. В течение всего периода формирования побег находится в почке внутри луковицы.

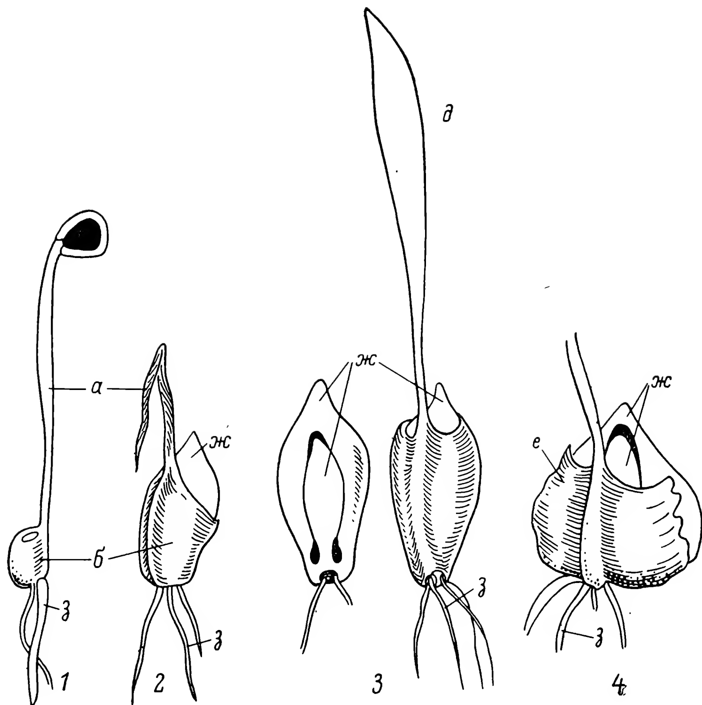


Рис. 8. Сеянцы *Fritillaria pallidiflora.*

1 — проросток, 2 — луковица однолетнего сеянца, 3 — двухлетний сеянец, 4 — трехлетний сеянец. Остальные обозначения те же, что и на рис. 6.

Весной, с началом вегетации, в низовых листьях начинают откладываться питательные вещества. Из 5—9 заложившихся низовых листьев только 2—3 внутренних (последних) становятся запасающими, наружные остаются пленчатыми и вскоре засыхают вместе с участком донца, на котором они расположены. В результате в конце вегетации луковица *F. pallidiflora* составлена двумя-тремя очень сочными широкими чешуями.

Изучение развития растений *F. pallidiflora* из семян позволило выявить их особенности на ранних этапах жизни. Семена *F. pallidiflora* прорастают надземно. Зеленая ланцетная плоская семядоля представляет собой единственный орган ассимиляции сеянца в первый год жизни (рис. 8, *1*). Кроме семядоли, у сеянца формируется низовой лист, в котором откладывается весь запас питательных веществ. Семядоля не несет функции запаса и отмирает в конце вегетации.

На второй год у сеянца формируются ассимилирующий лист и два низовых листа. В последних сосредоточивается весь запас питательных веществ, а ассимилирующий лист после окончания вегетации полностью засыхает. Размер луковиц увеличивается вдвое по сравнению с первым годом и достигает 7—8 мм в диам. В течение первых лет розеточный годичный побег нарастает моноподиально.

На третий год обычно появляется первый надземный побег, несущий только листья (3—6 листьев). Появление надземного побега знаменует собой, как и у видов второго типа, переход от розеточной структуры годичного побега к полурозеточной. В период формирования первого надземного побега происходит смена моноподиального нарастания на симподиальное. Зацветает растение на четвертый год. Цветки формируются обычно тогда, когда число листьев на надземном побеге достигнет определенного минимума (у *F. pallidiflora* не менее 8 листьев).

Корневая система в первый год развития представлена главным корнем, который через 2—3 месяца заменяется придаточными. На второй и

в последующие годы среди тонких придаточных корней появляются толстые с хорошо развитой зоной втягивания — контрактильные корни. В течение года можно отметить два периода корнеобразования — осенний и весенний. Продолжительность жизни корней — год и более.

Во вторую группу третьего типа включены виды с туникатными луковицами. Их развитие было прослежено на примере *F. imperialis* (*F. eduardii* Regel) и *F. sewerzowii*. *F. imperialis* произрастает в Средней Азии и Афганистане в горах на выступах скал, среди осыпей, на высоте до 2300 м над ур. м., ее луковицы залегают в земле на глубине до 25 см. Цветоносный побег достигает 40—60 см выс. Он густо олиствен и несет 3—7 ярко-оранжевых или лимонно-желтых поникающих цветков. Луковица 4—6 см в диам., состоит из 2—4 наполовину сросшихся чешуй. Цветет растение в конце апреля—мае. Во время цветения в центре луковицы у основания цветоносного побега видна почка — побег будущего года с 4—6 зачатками низовых листьев (побег II порядка). К началу сентября, как и у большинства видов рода, в почке завершается формирование монокарпического побега будущего года (рис. 7, *II*). На нем можно выделить будущую цветоносную часть побега и укороченную надземную часть с низовыми листьями. Низовых листьев в почке формируется 5—9. Они несросшиеся и свободно охватывают друг друга.

В течение осенних месяцев рост элементов побега идет неравномерно. Из 5—9 заложившихся низовых листьев первые (наружные) 3—5 остаются тонкими, размер их почти не увеличивается, зато весной заметно увеличиваются в размере последние (внутренние) 2—4 низовых листа. Они разрастаются в толщину, смыкаются своими краями и срастаются в основании, иногда на $^1/_3$ или на $^1/_2$ высоты луковицы, образуя в нижней половине единую чешую. Верхние сочные половины чешуй и их пленчатые верхушки обычно свободные. Весной, в начале вегетации, пленчатые верхушки чешуй окружают основание цветоносного побега и иногда зеленеют. Они защищают молодой побег от механических повреждений в начале его роста. К концу вегетации между пленчатой верхушкой и сочным основанием чешуи образуется отделительный слой, подобно тому, как это наблюдается у осеннего листа на ветке, верхушка чешуи засыхает и опадает, оставляя сверху рубец. В конце вегетации луковица достигает максимального веса и размера и состоит из 2—3(4) сросшихся в основании чешуй. Низовые листья, сформированные первыми на побеге, в почке так и не разрастаются и вскоре засыхают.

Корневая система *F. imperialis* состоит из многочисленных придаточных корней, среди которых выделяются мощные втягивающие корни. Придаточные корни молодой замещающей луковицы начинают рост в конце лета—осенью. Они прорастают сквозь наружные старые чешуи материнской луковицы, создавая впечатление появления корней прямо из луковичных чешуй.

Другой представитель второй группы — *F. sewerzowii*, луковица которого состоит из одной сросшейся чешуи. *F. sewerzowii* растет в предгорьях на каменистых и глинистых склонах, в арчевых лесах в западных районах гор Тянь-Шаня и северных районах гор Памиро-Алая. Луковицы достигают 4—7 см в диам. Высота цветоносного побега 40—60 см, он несет до 30 листьев и 5—20 зеленовато-бурых колокольчатых цветков.

Цикл развития *F. sewerzowii* во многом сходен с *F. imperialis*. Различия состоят в том, что из 5—9 заложившихся в почке незамкнутых низовых листьев обычно только один, последний, разрастается и становится запасающей чешуей. Основание чешуи широкое и почти полностью охватывает цветоносный побег. Ее края заходят друг за друга и по мере роста срастаются. В результате образуется туникатная луковица (рис. 7, *III*). У *F. sewerzowii* отмечены случаи, когда разрастается не одна, а две-три низовые чешуи (Лаптева, 1972). Срастаясь друг с другом, они также формируют туникатную луковицу, сходную по строению с луковицей *F. imperialis*.

Таким образом, процесс формирования туникатных и полутуникатных луковиц третьего типа у видов рода *Fritillaria* сходен. То же можно сказать и об особенностях онтогенетического развития растений с луковицами третьего типа. Основные особенности развития из семян у них сходны с *F. pallidiflora*.

У туникатных и полутуникатных луковиц процесс метаморфоза розетки зашел настолько глубоко, что следы розетки почти исчезают. Однако на ранних стадиях онтогенеза их годичный побег имеет розеточную структуру.

К видам с луковицами третьего типа, по-видимому, может быть отнесен *F. libanotica* (Boiss.) Baker, произрастающий в горных районах Ливана на сухой каменистой почве. Растение достигает 80 см выс., несет до 25 ланцетных листьев и от 7 до 20 колокольчатых буровато-желтых цветков. Луковица *F. libanotica* веретеновидная, 5—6 см выс. и 3—4 см в диам. и состоит из одной сочной незамкнутой чешуи. Своеобразие структуры луковицы этого вида обращало на себя внимание исследователей. Как отмечает O. Stapf (1925), «луковица *F. libanotica* по строению занимает как бы промежуточное положение между *F. meleagris* и *F. imperialis*». Отсутствие материала не позволило нам провести более подробное изучение растений этого вида.

Итак, растения с луковицами третьего типа отличаются следующими особенностями: 1. Монокарпический побег зрелого растения формируется внутри материнской луковицы и состоит из надземной и подземной частей. 2. Число метамеров подземной части побега значительно уступает числу метамеров надземной части. 3. Контрактильные корни многочисленны и хорошо развиты. 4. Годичный побег ювенильных растений розеточный моноподиально нарастающий; функции листьев, слагающих годичный побег, четко разделены: органы запаса питательных веществ — низовые листья, зеленые листья несут только функцию ассимиляции. 5. Прегенеративный период составляет у них не более 3 лет. 6. Смена моноподиального нарастания на симподиальное связана со сменой структуры годичного побега и проходит в прегенеративный период.

Подавляющее число видов рода *Fritillaria* имеет луковицы третьего типа, т. е. они состоят из 2—3 (4) широких несросшихся или сросшихся чешуй. Если проанализировать условия произрастания растения, то можно отметить, что большинство их растет на открытых горных склонах, в степях, на щебнистой почве.

Виды первой группы третьего типа приурочены к более увлажненным местообитаниям и встречаются на лугах и лесных опушках (*F. meleagris*, *F. montana* Hoppe, *F. ruthenica* Wikstr.). Ареалы этих видов занимают значительные территории, и условия произрастания в пределах их ареалов могут быть различны. Так, например, в пределах одной популяции *F. ruthenica* были выделены растения, приуроченные к остепненным лугам и к зарослям кустарников (Ротов, 1976). Их луковицы состоят из двух-трех несросшихся или едва сросшихся широких чешуй. Развитые контрактильные корни удерживают луковицы на глубине 10—15 см. Основным способом размножения растений остается семенное. Вегетативное размножение слабое и осуществляется за счет формирования луковиц-деток, которые иногда развиваются в пазухах наружных пленчатых или сочных запасающих чешуй луковиц. В последнем случае луковицы-детки иногда формируются на тонких нитевидных столонах, которые выносят их к поверхности почвы. Подобной особенностью обладают некоторые виды Восточного Средиземноморья — *F. assyriaca* Baker, *F. hermonis* ssp. *amana* Rix (Rix, 1974).

Виды второй группы (*F. raddeana*, *F. imperialis*, *F. sewerzowii*) произрастают в аридных условиях, в горах Средней Азии. Их луковицы имеют полусросшиеся или сросшиеся чешуи и сильно развитые контрактильные корни, втягивающие луковицы на глубину до 25 см (Родионенко, 1955). Среди этих видов выделяется *F. sewerzowii*, луковица которой дает яркий пример крайней приспособленности к аридным условиям: единственная

толстая и сочная замкнутая чешуя надежно защищает почку возобновления, а засохшие чешуи прошлых лет покрывают луковицу снаружи толстым слоем, предохраняя ее от пересыхания.

Значительное погружение луковицы в почву заметно подавляет формирование пазушных почек в луковицах, что влечет за собой ослабление вегетативного размножения. Основным способом размножения этих растений является размножение семенами.

В результате изучения строения подземных органов и их формирования в онтогенезе у представителей рода *Fritillaria* было выявлено три основных типа луковиц, которые отличаются рядом особенностей. Основными, определяющими признаками каждого типа являются: 1. Число запасающих чешуй луковицы, иными словами, число запасающих чешуй укороченной подземной части монокарпического побега. 2. Наличие свободных или сросшихся в разной степени чешуй (луковицы черепитчатые, полутуникатные, туникатные). 3. Наличие или отсутствие столонов и связанная с этим структура подземного побега. 4. Отношение числа метамеров подземной части побега к числу метамеров цветоносного побега.

С основными признаками коррелирует ряд особенностей: продолжительность прегенеративного (виргинильного) периода, функциональные особенности вегетативных органов на ранних стадиях развития, характер корневой системы и т. д.

Наряду с отличительными признаками нельзя не отметить общие признаки подземных органов и структуры растения в целом, характерные для всех видов рода *Fritillaria*: 1. Луковицы возобновляются ежегодно и не имеют в своем составе побегов прошлых лет. 2. Специализированные покровные чешуи у них отсутствуют. 3. Луковицы зрелых растений (в период окончания вегетации) содержат элементы побегов трех порядков: укороченную часть побега текущего года и два зачаточных побега будущих лет. 4. Число низовых листьев, заложенных в почке возобновления, превышает число сформированных из них запасающих чешуй: первые низовые листья почки отмирают. Запасающие чешуи отличаются значительной толщиной.

Много общих черт у видов рода *Fritillaria* можно отметить на ранних стадиях развития растений. Среди них следующие: 1. Надземное прорастание семян. 2. Формирование розеточного моноподиально нарастающего годичного побега в первые годы жизни. Стадия розетки сохраняется у растений различных видов разное число лет — в течение двух-шести первых лет жизни. 3. Переход от моноподиального нарастания к симподиальному связан с появлением первого надземного побега (у видов второго и третьего типов — совпадает со сменой структуры годичного побега) и наблюдается в прегенеративный период.

Возникновение луковиц у фритиллярий связано с постепенной редукцией розетки. Исследования показали, что для всех видов рода на ранних стадиях онтогенеза характерна розеточная структура годичного побега. Продолжительность этой стадии у разных типов луковиц различна. Чем эта стадия продолжительнее (у североамериканских видов до 6 лет), тем больше признаков розетки сохраняется в луковице зрелого растения. И, напротив, у растений, у которых стадия розетки длится не более одного-двух лет, признаки розеточности в строении зрелых луковиц почти исчезают.

В процессе эволюции листья розетки преобразовались в специализированные запасающие чешуи. Дальнейший метаморфоз чешуй идет в направлении изменения их формы, сокращения числа, срастания их краев и срастания друг с другом. Образование туникатной луковицы у представителей рода *Fritillaria* демонстрирует пример наиболее глубокого метаморфоза розетки.

Структурные особенности луковиц являются хорошим диагностическим признаком в роде *Fritillaria* и должны быть шире использованы для внутриродовой классификации. Первый монограф рода J. Baker (1874) при деле-

нии рода на подроды впервые ввел признак строения луковиц («bulbus tunicatus», «bulbus squamosus»). Однако он допустил ряд неточностей в определении типа луковиц у различных видов. Так, луковицы представителей подрода *Petilium*, в частности луковицы *F. imperialis* и других видов, он определил как «bulbus squamosus,», луковицу *F. sewerzowii* — как «bulbus tunicatus stoloniferous», луковицу *F. pudica* — как «bulbus tunicatus» (Baker, 1874: 252—253). Во «Флоре СССР» при характеристике секций рода *Fritillaria* отмечалось различное число чешуй в луковице: 2, 4, много. Но одного этого признака луковицы оказалось недостаточно. Так, например, в секцию *Liliorrhiza* вошли виды с многочешуйными луковицами как со столонами, так и без них. Проведенное нами исследование показало, что луковицы со столонами и без столонов значительно различаются не только по структуре, но, что особенно важно, характеризуются разными особенностями онтогенетического развития. Они принадлежат, как было выявлено, по крайней мере к двум основным типам — первому и второму. Более того, виды с луковицами первого и второго типов четко разграничены географически. Все это дает основание для пересмотра объема секции *Liliorrhiza* на фоне особенностей репродуктивных органов.

С другой стороны, евро-азиатские виды рода, принадлежащие к различным подродам — *Fritillaria*, *Theresia*, *Rhinopetalum*, *Petilium*, *Korolkowia*, имеют однотипную структуру луковиц (третий тип). Выделение *Petilium* и *Korolkowia* в самостоятельные роды, основанное главным образом на строении луковиц (у *Petilium* луковицы состоят из 4 полусросшихся чешуй, у *Korolkowia* — из одной или трех сросшихся чешуй), в данном случае не оправдано. Изучение годичного цикла и процесса формирования луковиц в онтогенезе у видов третьего типа показало, что их развитие идет одинаково. Срастание чешуй происходит на последних стадиях развития. Этот признак выражен у большинства видов третьего типа и не является качественно новым для видов подродов *Petilium* и *Korolkowia*. Различна лишь степень его выраженности у видов третьего типа.

Результаты изучения годичного цикла растений показали, что строение их подземных органов в разные периоды года может различаться (*F. camschatcensis*, *F. imperialis* и др.). Этим объясняется наличие иногда разноречивых данных в описании строения луковиц. Причина этого не в ошибке авторов, а в том, что растения описаны в разные периоды жизни. В этой связи при описании строения подземных органов необходимо указывать фенофазу растения.

Рассматривая особенности структуры подземных органов разных типов у представителей рода *Fritillaria* на фоне экологических условий, нельзя не отметить, что виды со сходной структурой подземных органов часто приурочены к более или менее сходным условиям. В целом условия произрастания фритиллярий весьма разнообразны — от влажных лесных районов Дальнего Востока СССР и Северной Америки до горных аридных Средней и Малой Азии. Однако и в аридных условиях представители рода продолжают оставаться мезофитами. Их надземные побеги лишены признаков ксероморфизма, а приспособления к аридному климату выражены в изменении ритмики развития растений. Растения «убегают от засухи», по образному выражению A. Schimper (1935), приурочивая вегетацию к очень короткому и наиболее влажному весеннему, а иногда к зимнему (североамериканские виды рода) периоду года. С наступлением жарких и сухих летних месяцев их надземные многолистные побеги засыхают. В противоположность надземным подземные органы сохраняются у растений в течение всего года и подвержены влиянию всех неблагоприятных факторов среды. Под влиянием аридных условий луковицы приобрели в ходе эволюции ряд приспособительных признаков, отличающих их от луковиц видов лесных увлажненных местообитаний. Преобразования структуры луковиц в роде *Fritillaria* под влиянием усиления аридизации климата выразились в сокращении числа чешуй, расширении их оснований и усилении степени срастания чешуй, что способствовало защите почки возоб-

Тип структуры	Группа	Поперечный срез луковицы (схема)	Глубина залегания луковиц в почве	Отношение числа метамеров (n) надземного побега (a^1) к числу метамеров подземного побега (a^2)
I			a^1, a^2	$na^1 < na^2$
II	1		a^1, a^2	$na^1 < na^2$
	2			$na^1 = na^2$
III	1		a^1, a^2	$na^1 > na^2$
	2			

новления; в конечном счете эта тенденция привела к преобразованию черепитчатых луковиц в туникатные. Виды с черепитчатыми луковицами связаны с увлажненными районами и представляют мезоморфный тип луковиц, который отличается много- и мелкочешуйностью, свободным, рыхлым расположением чешуй на оси, иногда формированием столонов, отсутствием контрактильных корней и связанным с этим залеганием луковиц у поверхности почвы, подавлением семенного размножения и высокой интенсивностью вегетативного. К мезоморфным можно отнести луковицы первого типа и луковицы первой группы второго типа. Виды с туникатными луковицами, напротив, связаны с засушливыми местообитаниями и представляют ксероморфный тип луковиц в роде. К ксероморфным принадлежат луковицы второй группы третьего типа. Между этими двумя крайними экологическими типами существует ряд переходных форм (см. таблицу).

Сходные черты приспособления подземных органов к сходным условиям произрастания были отмечены у представителей ближайшего к *Fritillaria* рода *Lilium* L. (Баранова, 1978). Этот факт дает еще один пример проявления закона гомологических рядов. Анализируя луковицы у представителей обоих родов, можно отметить, что в роде *Lilium* преобладают виды с мезоморфными луковицами, а в роде *Fritillaria* большинство видов имеет ксероморфные луковицы. Однако степень мезоморфности и ксероморфности у видов обоих родов различна. Среди мезоморфных луковиц

лилий нами были отмечены наиболее древние формы луковиц вообще. Они отличаются плагиотропным направлением роста подземного побега, большим числом годичных циклов (до 6) и связанной с этим многочешуйностью (до 120), длительностью виргинильного периода и т. д. Ни один из представителей рода *Fritillaria* не имеет луковиц с подобным набором древних признаков. Среди видов рода *Fritillaria* у столонообразующих многочешуйных луковиц с одним годичным циклом мезоморфность луковиц выражена наиболее сильно.

Что касается приспособления луковиц к аридным условиям произрастания, то в этом направлении виды рода *Fritillaria* достигли большего прогресса по сравнению с представителями рода *Lilium*, сформировав одночешуйную туникатную луковицу. Подобных луковиц нет ни у одного вида лилий. Тенденция к срастанию чешуй у лилий вообще не выражена. Ареал рода *Fritillaria* заходит в степи и полупустыни, где лилии не встречаются. Диапазон условий местообитаний в роде *Fritillaria* шире, чем у *Lilium*. Это находит свое выражение и в более широком диапазоне приспособительных признаков у видов рода *Fritillaria*.

ЛИТЕРАТУРА

Артюшенко З. Т. (1963). Луковичные и клубнелуковичные растения для открытого грунта. М.; Л. Наука. — Артюшенко З. Т. (1970). — Амариллисовые СССР. Л., Наука. — Баранова М. В. (1962). Значение особенностей онтогенеза для систематики на примере рода *Brimeura* Salisb. Тр. Бот. инст. им. В. Л. Комарова АН СССР, 6, 8. — Баранова М. В. (1965). Гиацинт (систематика, сорта, морфогенез, культура). М.; Л. Наука. — Баранова М. В. (1978). Особенности структуры луковиц и экологические условия (на примере рода *Lilium*). Тез. докл. VI Делегатского съезда ВБО. Кишинев, 12—17 сентября 1978. Л. — Бочанцева З. П. (1963). К морфологии и биологии представителей родов Петилиум, Корольковия и Ринопеталум. В кн.: Интродукция и акклиматизация растений, 2. Ташкент, Изд. АН УзбССР. — Василевская В. К. (1939). Систематические признаки в строении луковицы у видов рода *Allium* L. В кн.: Президенту Академии наук СССР академику В. Л. Комарову. Л., Изд. АН СССР. — Головкин Б. Н. (1967). Интродукция луковичных растений в условиях Субарктики. В кн.: Переселение растений на полярный север, 2. Л., Наука. — Гомозова И. В. (1974). Сравнительное изучение малых жизненных циклов рябчика Радде (*Fritillaria raddeana* Regel) и рябчика широколистного (*F. latifolia* Willd.). Научн. докл. высшей школы, биол. науки, 5. — Давлианидзе М. Т. (1976). Кавказские представители рода *Gagea* Salisb. Тбилиси, Мецниереба. — Дворaковская В. М. (1973). О прорастании семян *Fritillaria lutea* Mill. и *F. ruthenica* Wikstr. Бюл. Гл. бот. сада АН СССР, 89. — Лаптева А. В. (1972). К морфологии корольковии Северцова (*Korolkowia severzovii* Regel). Тр. Бот. сада АН КазССР, 12. — Лозина-Лозинская А. С. (1935). Род *Fritillaria* L. В кн.: Флора СССР, 4. Л., Изд. АН СССР. — Мордак Е. В. (1970). Пролески Советского Союза. Бот. ж., 55, 9. — Попова Т. А. (1965). Биолого-морфологическая характеристика лилиецветных сухих и пустынных степей Центрального Казахстана. Тр. Бот. инст. им. В. Л. Комарова АН СССР, 3, 17. — Родионенко Г. И. (1955). Фритиллярия Эдуарда в природе и в культуре. Тр. Бот. инст. им. В. Л. Комарова АН СССР, 6, 4. — Ротов Р. А. (1976). Морфо-биологические особенности луковичных эфемероидов на примере рода *Fritillaria* L. и других близких родов семейства лилейных. В кн.: Проблемы экологической морфологии растений. М., Наука. — Скрипчинский В. В., Скрипчинский Вл. В. (1965). Годичные циклы морфогенеза некоторых видов лилейных Ставрополья и их значение для теории онтогенеза. Бюл. МОИП, биол., 71, 1. — Chouard P. (1931). Types de développement de l'appareil végétatif chez les Scilleés. Ann. Sci. Nat. Bot., 13, 10. — Baker J. G. (1874). Revision of the genera and species of *Tulipeae*. J. Linn. Soc. London (Bot.), 14. — Beck C. (1948). *Fritillaria* bulbs. Lily Year Book, 12. — Beck C. (1953). *Fritillaries*. London. — Beetle D. H. (1944). A monograph of the North American species of *Fritillaria*. Madroño, 7, 5. — Beetle D. H. (1947). North American Fritillaries. Lily Year Book, 11. — Denne M. P. (1960). Leaf development in *Narcissus pseudonarcissus* L. II. The comparative development of scale and foliage leaves. Ann. Bot., 24, 93. — Macfarlane R. (1975). North American *Fritillaria*. Lilies. — Rix E. M. (1974). Notes on *Fritillaria* (*Liliaceae*) in the Eastern Mediterranean region. Kew Bul., 29, 4. — Rix E. M. (1977). *Fritillaria* in Iran. Iran, J. Bot., 1, 3. — Schimper A. F. (1935). Pflanzengeographie auf physiologischen Grundlage. 2. Aufl, 2. Jena. — Stapf O. (1925). *Fritillaria libanotica*. Bot. Mag., 151, 9108. — Turrill W. B. (1948). The generic concept with reference to *Fritillaria*. Lily Year Book, 12. — Turrill W. B. (1950). Character combinations and di-

stributions in the genus *Fritillaria* and allied genera. Evolution, 4, 1. — Turrill W. B. (1952). Fritillaries. Lily Year Book, 15. — Zahariadi C. (1962). Caractères morphologiques, anatomiques et biologiques dans la taxonomie du genre *Ornithogalum*. Rev. Biol., 7, 1.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 16 IX 1980.

SUMMARY

The structure of the underground organs and peculiarities of their formation in ontogeny have been studied. Within the limits of the genus three basic types of bulbs with the peculiar features of their structure and development have been established. The main characters of the bulbs and their significance for the taxonomy of the genus have been shown. The correlation of the structural types of the underground organs and ecological conditions were determined. Among the representatives of the genus *Fritillaria* the bulbs of the mesomorphic and xeromorphic structure have been determined. Similar characters of adaptation of the underground organs to the adequate growth conditions have been found in this species and the species of the closely related genus *Lilium*.

УДК 581.3 : 582.622.2

З. И. Никитичева, М. С. Яковлев, Т. А. Плющ

РАЗВИТИЕ СЕМЯПОЧКИ, ЗАРОДЫШЕВОГО МЕШКА, ЗАРОДЫША И ЭНДОСПЕРМА У НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА *PEPEROMIA (PIPERACEAE)*

Z. I. NIKITICHEVA, M. S. YAKOVLEV, T. A. PLYUSHCH. THE DEVELOPMENT OF THE OVULE, EMBRYO SAC, AND ENDOSPERM IN THE SPECIES OF *PEPEROMIA* (*PIPERACEAE*)

Проведенное эмбриологическое исследование *Peperomia blanda*, *P. maculosa*, *P. obtusifolia*, *P. eburnea* и *P. pellucida* подтвердило наличие тетраспорического 16-ядерного зародышевого мешка у представителей рода. Показано, что в зрелом зародышевом мешке исследованных видов яйцевой аппарат 3-клеточный со слабой степенью морфологической дифференциации клеток, что противоречит установившемуся мнению о характерном для рода *Peperomia* 2-клеточном яйцевом аппарате. Развитие зародышевого мешка рассматривается на фоне изменений, происходящих в материнских тканях семяпочки. Авторы поддерживают представление о вторичном характере оригинальных черт зародышевого мешка и семени у рода *Peperomia*.

Одним из интереснейших представителей сем. *Piperaceae* является род *Peperomia*. Виды этого рода — небольшие травянистые растения, обитают во влажных тропических лесах, иногда растут как эпифиты на деревьях. Колосовидные цилиндрические соцветия несут мелкие обоеполые цветки, расположенные в пазухах щитовидных прицветников. Цветок у видов рода *Peperomia* лишен околоцветника и состоит из двух тычинок и гинецея. Псевдомономерный гинецей подразделяется на крупную завязь и небольшой стилодий, заканчивающийся на вершине рыльцем из пучка тонких волосков. В одногнездной завязи развивается единственная суббазальная ортотропная семяпочка.

В развитии эмбриональных структур рода *Peperomia* наблюдается ряд особенностей, которые в комплексе характерны только для этого рода. Прежде всего это редко встречающийся у покрытосемянных 16-ядерный тетраспорический зародышевый мешок, оригинальный тип эмбриогенеза и наличие перисперма в зрелом семени.

Несмотря на то что этот чрезвычайно своеобразный род привлекал внимание многих исследователей (Campbell, 1899, 1901; Johnson, 1900, 1914; Fagerlind, 1939, 1944; Гваладзе, 1973, 1978), некоторые детали эмбриологического развития представителей рода *Peperomia* остаются неясными и требуют дальнейшего исследования, в частности вопрос о числе синергид, о месте вхождения пыльцевой трубки и судьбе второго спермия, об образовании первичного ядра эндосперма, о характере расположения антипод и др. Кроме того, представляет значительный интерес выяснение причин становления и равития оригинальных признаков эмбриональных структур у видов рода. Очевидно, что многие их особенности могут возникать в результате взаимодействия генеративных элементов с окружающими материнскими тканями, поэтому необходимо было проследить их развитие параллельно.

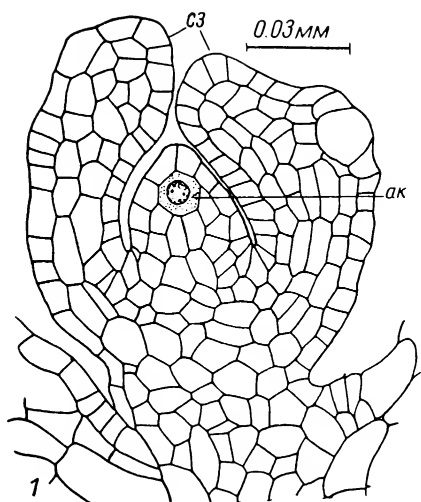
Материал и методика

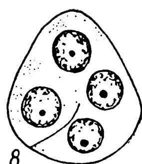
Материал по *Peperomia pellucida P. eburnea* был зафиксирован в Богорском ботаническом саду в Индонезии (во время пребывания там одного из авторов — М. С. Яковлева), а по *P. blanda*, *P. maculosa*, *P. obtusifolia* в оранжерее Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР в Ленинграде, где эти виды нормально плодоносят. Заключение в парафин и приготовление препаратов проводили по общепринятой методике. Срезы толщиной 12 мкм окрашивали генциан-виолетом по Ньютону с дифференцировкой JKJ и подкраской оранжем G в гвоздичном масле, а также проционовыми красителями по Иванову и Литинской.

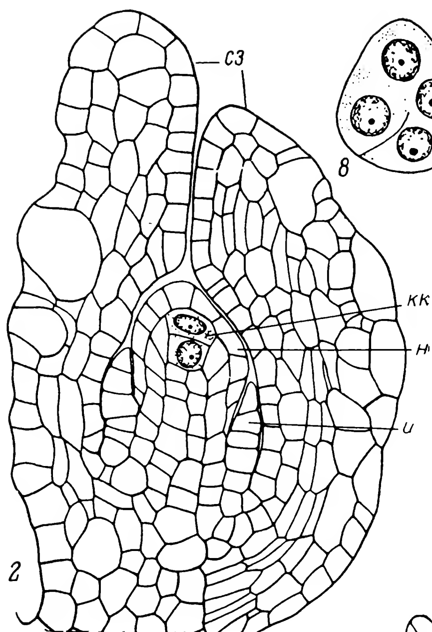
Результаты исследования

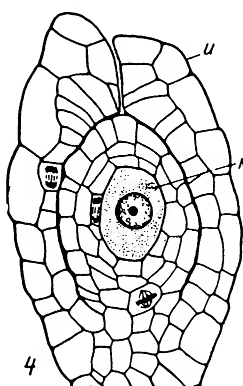
Мегаспорогенез и развитие зародышевого мешка. Заложение бугорка семяпочки происходит очень рано, при формировании стенки завязи. Субэпидермальная клетка на вершине нуцеллуса увеличивается в размере по сравнению с окружающими клетками и становится археспориальной (рис. 1, *1*). Вскоре она делится периклинально на две клетки (рис. 1, *2*), верхняя становится париетальной клеткой, а нижняя — мейоцитом (рис. 1, *1—3*; 3, *2* — см. вклейку). Последний значительно увеличивается в размере по сравнению с окружающими клетками, приобретая овальную, а затем грушевидную форму с более расширенной халазальной частью, где располагается ядро (рис. 1, *4*, *5*). Ядро мейоцита также сильно увеличивается: его диаметр перед делением почти в 4 раза больше первоначального. Во время мейоза размеры клетки мало меняются (рис. 1, *5—8*). После I деления мейоза два образовавшихся ядра лежат в центре клетки или несколько раздвинуты к полюсам (рис. 1, *6*). В 4-ядерном ценоците, возникшем после II деления мейоза, ядра располагаются в соотношении 1 : 3, одно — на микропилярном полюсе и три — на халазальном (рис. 1, *7*). Клеточные стенки при этом не образуются, но иногда появляются эфемерные фрагмопласты (рис. 1, *8*). 4-ядерный мейоцит становится инициальной клеткой тетраспорического зародышевого мешка, и его ядра дважды делятся митотически. На 8-ядерной стадии зародышевого мешка в его конусовидной микропилярной части располагаются 2 ядра, а 6 ядер распределяются в расширенной халазальной части (рис. 1, *9*, *10*). На 16-ядерной стадии сразу после деления возникают 4 группы по 4 ядра в каждой: одна из них — в микропилярной части, три другие — в нижней (халазальной) половине зародышевого мешка (рис. 1, *11*).

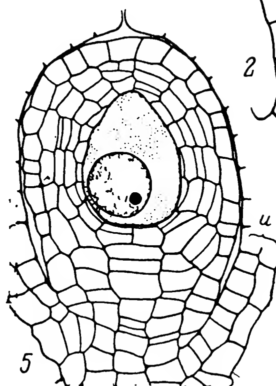
После исчезновения веретен делений на микропилярном полюсе зародышевого мешка можно видеть следующее распределение ядер: на одном уровне располагаются ядра синергид, немного ниже и посередине — ядро яйцеклетки, еще ниже сбоку — верхнее полярное ядро (рис. 1, *12*). Несколько позднее в микропилярном комплексе наблюдаются 3 ядра яйцевого аппарата, лежащие в скоплении цитоплазмы. Полярное ядро, очевидно, передвигается к группе других ядер центральной клетки. Несколько ядер, окруженных густой цитоплазмой, примыкают к стенке зародышевого мешка в его халазальной части (рис. 2, *1*). Как показало светооптическое исследование препаратов, окрашенных генциан-виолетом, в неоплодотворенном зародышевом мешке пристенные клетки, как и клетки яйцевого аппарата, не имеют сформированных целлюлозных оболочек, а ограничены, вероятно, лишь тонкой мембраной. По нашим наблюдениям, при вхождении пыльцевой трубки в зародышевый мешок элементы яйцевого аппарата морфологически слабодифференцированы. Поэтому место вхождения пыльцевой трубки в зародышевый мешок трудно проследить. D. Johnson (1900), Y. Murty (1959) считали, что содержимое пыльцевой трубки изливается непосредственно в яйцеклетку, а единственная, по их представлению, синергида остается неповрежденной. По нашим данным,

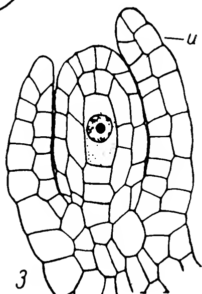

сз
0.03мм
ак
1

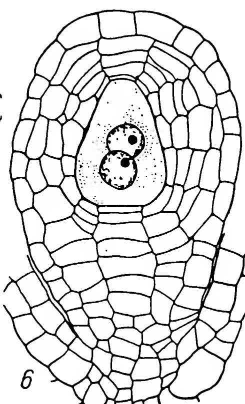

8

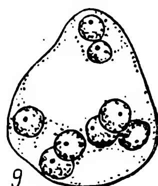

сз
кк
н
и
2

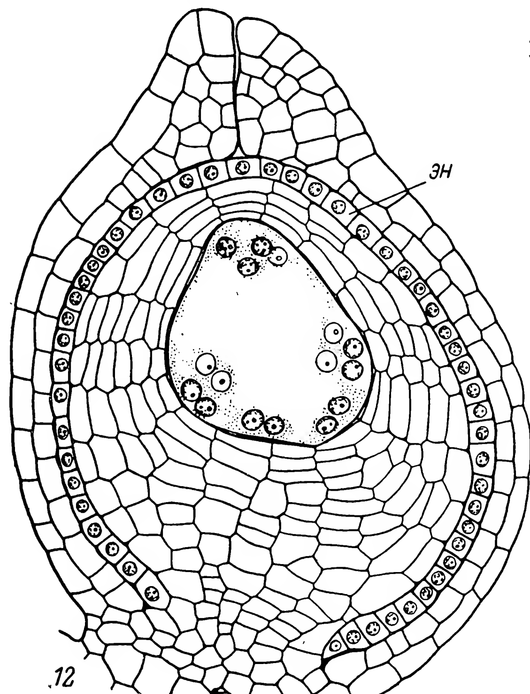

и
м
4

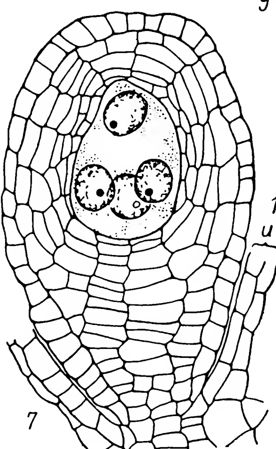

и
5

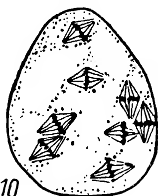

и
3

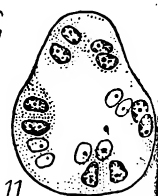

6


9


эн
12


и
7


10


11

пыльцевая трубка входит в одну из трех слабоспециализированных клеток, по-видимому, функционально являющуюся синергидой. Впоследствии около зиготы мы неоднократно наблюдали остатки разрушенной клетки (рис. 2, *1—3*). В этот момент интактная синергида и зигота, содержащая спермий значительно меньших размеров, чем женское ядро, не имеют еще окончательно сформированных клеточных стенок. В нескольких случаях после вскрытия пыльцевой трубки мы наблюдали в яйцевом комплексе 4 ядра, которые можно интерпретировать как ядра яйцеклетки, спермия, синергиды и вегетативного ядра пыльцевой трубки (рис. 2, *1*).

После оплодотворения зародышевый мешок у *P. blanda* меняет свою форму, растягиваясь в поперечном направлении (рис. 2, *1*, *2*). Вскоре вокруг пристенных клеток, а также зиготы и синергиды формируются целлюлозные клеточные стенки, интенсивно окрашивающиеся генциан-виолетом и хорошо видимые в световом микроскопе (рис. 2, *4*, *5*; 3, *6*). Зигота значительно увеличивается в размере, становится крупной шаровидной клеткой с четко очерченной клеточной стенкой. Ядро спермия долгое время находится в контакте с ядром яйцеклетки и в этот период значительно увеличивается, достигая размеров женского ядра (рис. 2, *4*, *5*; 3, *5*), только после этого осуществляется их слияние (рис. 2, *6*).

Ядра центральной клетки в числе от 7 до 11 сближаются и находятся в тесном контакте (рис. 2, *1*, *2*, *4*). Их объединение начинается после вхождения пыльцевой трубки в зародышевый мешок и установления контакта со спермием и заканчивается раньше, чем слияние ядер в зиготе (рис. 2, *5*; 3, *5*). Таким образом, первичное ядро эндосперма в отличие от триплоидного ядра в Polygonum-типе зародышевого мешка обладает более высокой плоидностью (от 8n до 12n) благодаря объединению большого числа ядер зародышевого мешка и спермия.

У исследованных нами видов формируются от 2—3 до 6 пристенных клеток, расположенных без определенного порядка как в основании, так и на боковой стенке зародышевого мешка (рис. 2, *1*, *2*, *4*, *5*), иногда даже вблизи яйцевого аппарата. Эти пристенные клетки можно рассматривать как гомологи антипод. Они сохраняются на первых этапах развития эндосперма и иногда могут делиться (рис. 2, *6—9*). Судя по их расположению, форме и времени существования, они выполняют ту же функцию, что и антиподы у других покрытосемянных.

Крупное полиплоидное ядро эндосперма содержит много ядрышек и перед делением располагается в центре клетки, под зиготой (рис. 2, *5*). Первое деление эндосперма продольное (рис. 2, *6*; 3, *7*) в отличие от подавляющего большинства цветковых, что впервые было отмечено Johnson (1900, 1914). Такое направление деления обусловлено, вероятно, формой клетки, растянутой больше в ширину, чем в высоту. Последующие перегородки радиально направлены по отношению к зиготе (рис. 2, *7*, *8*). В дальнейшем клетки эндосперма делятся перпендикулярно плоскостям первых делений (рис. 2, *9*). Число клеток эндосперма невелико, на продольном срезе достигает всего лишь 30—40. От двух до четырех слоев эндосперма окружают зародыш в зрелом семени. До созревания семени клетки эндосперма сохраняют густую цитоплазму, содержащую белковые гранулы. В отличие от большинства цветковых эндосперм во время своего формирования почти не увеличивается в объеме, а приобретает линзовидную форму, плоской широкой стороной примыкает к массивной ткани перисперма (рис. 2, *5—10а* и *10б*).

Рис. 1. Развитие семяпочки и зародышевого мешка у *Peperomia blanda* (*1*, *2*, *4—11*) и *P. obtusifolia* (*3*, *12*).

1, *2* — ранняя стадия формирования завязи и семяпочки: *1* — нуцеллус с археспориальной клеткой, *2* — начало развития интегумента и отделение кроющей клетки; *3—5* — семяпочка с мейоцитом; *6—8* — мейоцит после первого и второго делений мейоза; *9—11* — 8- и 16-ядерные зародышевые мешки; *12* — семяпочка с 16-ядерным зародышевым мешком. *ак* — археспориальная клетка, *кк* — кроющая клетка, *м* — мейоцит, *н* — нуцеллус, *и* — интегумент, *сз* — стенка завязи, *эн* — эпидерма нуцеллуса.

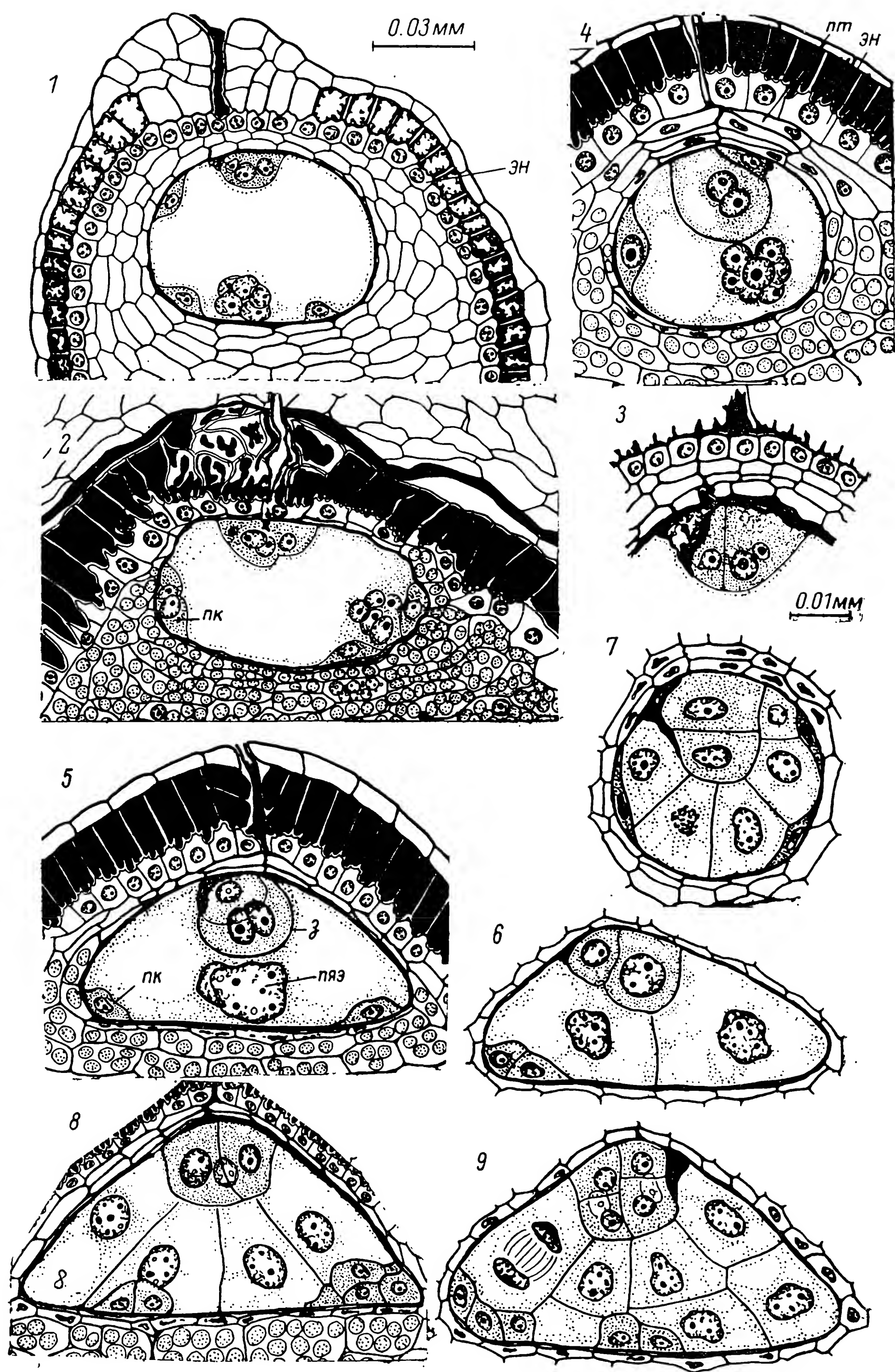


Рис. 2. Развитие зародыша и эндосперма у *Peperomia blanda* (*1—3, 5, 6, 8, 9*), *P. pellucida* (*4, 7*) и *P. eburnea* (*10а, 10б*).

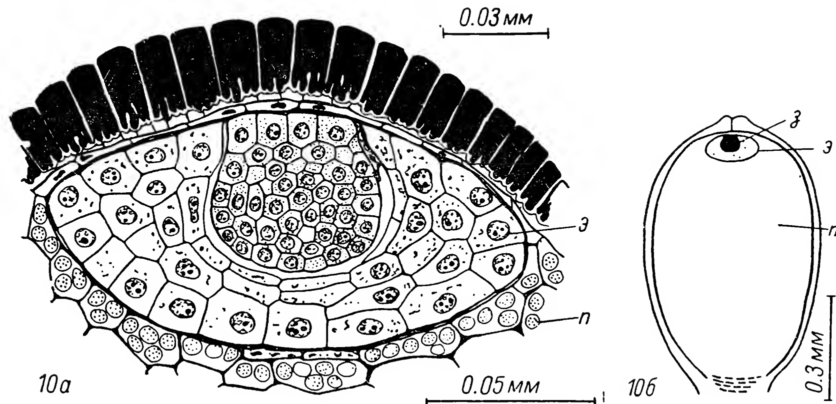


Рис. 2 (*продолжение*)

1, 2 — зародышевый мешок вскоре после оплодотворения, видны изменения в нуцеллусе и интегументе; *3* — состояние яйцевого аппарата после оплодотворения; *4* — образование комплекса ядер центральной клетки, контакт мужского и женского ядер в зиготе; *5* — образование первичного ядра эндосперма; *6* — первое деление эндосперма, слияние ядер в зиготе; *7, 8* — 2- и 3-клеточный проэмбрио; *9* — 6-клеточный проэмбрио; *10а* — зародыш и эндосперм почти зрелого семени; *10б* — схема семени на этой стадии. *пяэ* — первичное ядро эндосперма; *э* — эндосперм; *п* — перисперм; *з* — зигота, зародыш; *пк* — пристенные клетки (антиподы); *пт* — париетальная ткань. Остальные обозначения, как на рис. 1.

Первое деление шаровидной зиготы происходит на стадии 2—4-клеточного эндосперма. Обычно оно продольное (рис. 3, *7*), но иногда мы наблюдали и поперечное (рис. 2, *7*). Второе и третье деления происходят под прямым углом к первому: либо поперечно, либо продольно (рис. 2, *8*, *9*). Johansen (1950), основываясь на данных о первом продольном делении зиготы, относит эмбриогенез *Pereromia* к Piperad-типу. Зародыш в зрелом семени глобулярный, недифференцированный, не имеет выраженного подвеска (рис. 2, *10а*). С микропилярной стороны он контактирует с остатками париетальной ткани нуцеллуса, а с боков и с халазальной стороны окружен эндоспермом. Во время прорастания зародыш продолжает свою дифференциацию: формируются семядоли, центральный цилиндр, точка роста. Наши данные по этому вопросу подтверждают исследования Johnson (1914).

Развитие нуцеллуса и интегумента. Первые этапы формирования семяпочки происходят одновременно с формированием завязи. Заложение археспориальной клетки наблюдается на ранней стадии развития нуцеллуса, состоящего на продольном срезе из 15—16 клеток (рис. 1, *1*). Во время разделения кроющей клетки и мейоцита начинается образование интегумента (рис. 1, *2*). Кроющая клетка делится далее антиклинально (рис. 1, *3*) и три-четыре раза периклинально (рис. 1, *5*, *6*), образуя нуцеллярную париетальную ткань над мейоцитом и зародышевым мешком. Во время созревания мейоцита интегумент интенсивно растет и смыкается над нуцеллусом, образуя микропилярный канал (рис. 1, *4*). За исключением микропилярной части интегумент состоит из двух слоев (рис. 2, *12*; 3, *2*, *3*).

Во время мейоза клетки нуцеллуса интенсивно делятся преимущественно параллельно поверхности мейоцита. Деления происходят более интенсивно в халазальной части нуцеллуса. После окончания мейоза в латеральной части нуцеллуса насчитывается 6, в халазальной — 12—14 слоев клеток (рис. 1, *7*). Почти такое же число клеточных слоев мы наблюдаем в нуцеллусе на 16-ядерной стадии зародышевого мешка (рис. 1, *12*). На этой стадии развития поверхностный слой клеток нуцеллуса дифференцируется как эпидерма, хорошо отличающаяся от внутренних клеток нуцеллуса. Эпидерма состоит из клеток правильной кубической формы с густой цитоплазмой без заметных вакуолей. Внутренние клетки в это время имеют вытянутую таблитчатую форму и сильно вакуолизированы. Париеталь-

ная ткань отличается ограниченным числом периклинальных делений, слабым ростом клеток, сохранением их плоской таблитчатой формы, а также вторичным утолщением (ослизнением) оболочек, отсутствием запасных веществ на более позднем этапе развития (рис. 2, 4, 5). Во время оплодотворения зародышевого мешка специализация тканей нуцеллуса углубляется и различия между ними выявляются более четко. В наиболее массивной халазальной части нуцеллуса, расположенной под зародышевым мешком, клетки сильно увеличиваются в объеме, округляются и заполняются крахмальными зернами, интенсивно увеличивающимися после завершения процесса оплодотворения. Нуцеллус становится запасающей тканью семени — периспермом (рис. 2, *2*; 4, *2* — см. вклейку). Клетки эпидермального слоя нуцеллуса длительный период сохраняют густую цитоплазму (рис. 2, *4*, *5*; 4, *1*). В нуцеллусе не происходит дифференциации проводящей системы или хотя бы ее простейших элементов. В основании нуцеллуса лежит состоящая из нескольких типов клеток халаза, к которой подходит сосудистый тяж из плаценты.

Нуцеллус очень тесно примыкает к интегументу, так что, не проследив последовательности развития этих тканей, иногда ошибочно рассматривают внутренний слой интегумента как наружный слой нуцеллуса. Такой тесный контакт позволяет предполагать тесное взаимодействие между нуцеллусом и интегументом.

В период оплодотворения в микропилярной части семяпочки смежные стенки нуцеллуса и интегумента образуют пальцеобразные выросты друг в друга (рис. 2, *1*, *2*, *4*, *5*; 4, *1*). При этом, очевидно, увеличивается поверхность соприкосновения клеток нуцеллуса и интегумента. После проникновения пыльцевой трубки в зародышевый мешок в клетках внутреннего слоя интегумента накапливаются дубильные вещества, постепенно заполняющие всю клеточную полость (рис. 2, *1*, *2*, *4*, *5*).

В зрелом семени сохраняются оба слоя интегумента, формируя семенную кожуру. Внутренний слой состоит из крупных темноокрашенных клеток, заполненных танинами, наружный слой — из клеток с утолщенной внешней стенкой, вытянутых параллельно поверхности семени. Основной объем семени занимает перисперм почти шаровидной формы, заключающий в своей микропилярной части небольшой эндосперм с недифференцированным зародышем.

Обсуждение результатов

Вопрос об относительном эволюционном уровне рода *Peperomia* и сем. *Piperaceae* в целом обсуждался в литературе давно. Особенности строения зрелого семени, а также зародышевого мешка побуждали исследователей искать их структурных предшественников и предполагаемые родственные связи. D. Campbell (1901), подчеркивая примитивные черты, свойственные роду *Peperomia*, считал сем. *Piperaceae* близким к примитивным однодольным. Наибольшее сходство он видел между родом *Peperomia* и представителями сем. *Araceae* в некоторых особенностях строения соцветия, цветка, завязи и семяпочки, а также в размещении в стебле сосудистых пучков. Основываясь на указанном сходстве, Campbell предполагал, что расхождение двух ветвей покрытосемянных произошло очень рано, но для решения столь сложного вопроса необходимы дальнейшие исследования. Campbell также сближал зародышевый мешок рода *Peperomia* с таковым рода *Gnetum* и находил гомологию зародышевого мешка с заростком голосемянных. Как и Campbell, F. Fagerlind (1944) выводил 16-ядерный Peperomia-тип из зародышевого мешка, подобного зародышевому мешку у рода *Gnetum*. Эти взгляды как несостоятельные в настоящее время не принимаются эмбриологами (Герасимова-Навашина, 1954, и др.).

Еще Johnson (1900, 1902, 1914), обсуждая полученные им эмбриологические данные, высказывал иной взгляд на природу зародышевого мешка

рода *Peperomia* и считал его структуру результатом вторичных преобразований. Он предположил, что 16-ядерный зародышевый мешок возник вторично и независимо в разных филах покрытосемянных. И. Д. Романов (1971) на основе анализа онтогенеза различных типов зародышевых мешков также приходит к выводу о вторичном происхождении Peperomia-типа зародышевого мешка.

Большинство исследователей объясняют структуру зародышевого мешка только его внутренними закономерностями — взаимодействием ядер и цитоплазмы, их соотношениями с формой и объемом клетки, силами отталкивания и притяжения ядер, внутренней поляризацией и т. д. (Fagerlind, 1939, 1944; Романов, 1971; Герасимова-Навашина, 1954, 1971, и др.). Однако морфогенез любой структуры в единой целостной системе, такой как семяпочка, находится в определенной связи и зависимости от генезиса и других составляющих ее структур. Поэтому для более глубокого понимания особенностей развития зародышевого мешка, очевидно, полезно учитывать особенности окружающих его тканей. У видов рода *Peperomia* все этапы развития зародышевого мешка, а также зародыша и эндосперма протекают в ткани нуцеллуса, который в дальнейшем превращается в перисперм. Своеобразные черты роста и развития зародышевого мешка и эндосперма у исследованных видов рода *Peperomia* следует сопоставить с особенностями дифференциации и строения тканей нуцеллуса.

Нуцеллус — центральная часть семяпочки, ее ядро, где зарождается археспориальная половая клетка. У рода *Peperomia* она всегда является субэпидермальной, возникает на верхушке нуцеллуса. После отделения кроющей клетки в мейоците происходит приостановка митотического цикла по сравнению с соседними клетками (Яковлев, 1974), наступают длительное профазное состояние и подготовка к мейозу. Говоря образно, на смену меристемной клетке приходит мейоцитная, т. е. клетка, в которой совершается переход от дипло- к гаплофазе благодаря мейозу. При Polygonum-типе образуется тетрада гаплоидных клеток; одна из них, чаще всего обращенная к халазе, становится материнской клеткой моноспорического зародышевого мешка. У видов рода *Peperomia* клетка мейоцита вступает в мейоз, претерпевает I и II деления, но вместо тетрады дает одну ценоцитную клетку с четырьмя ядрами, которая и является исходной для зародышевого мешка. В дальнейшем путем двух митозов образуется 16-ядерная ценоцитная клетка зародышевого мешка, имеющая пузыревидную форму, с большой центральной вакуолью. Последняя оттесняет ядра к периферии, возникает своеобразный Peperomia-тип зародышевого мешка, при котором сохраняет свое фиксированное положение только микропилярная группа клеток яйцевого аппарата.

Наши данные показывают, что особенности развития зародышевого мешка теснейшим образом связаны с некоторыми особенностями развития нуцеллуса, в том числе с его радиально-симметричным ростом. К моменту вычленения археспориальной клетки и появления сформированного интегумента нуцеллус остается слаборазвитым, с 1—3 слоями клеток вокруг генеративной клетки (рис. 1, *1—4*). В ходе дальнейшего развития генеративная клетка становится пузыревидной, а окружающие ее клетки нуцеллуса интенсивно делятся периклинально. Ко времени образования многоядерной ценоцитной структуры зародышевого мешка семяпочка становится крассинуцеллятной, с дифференцированной париетальной тканью в микропилярной части нуцеллуса (рис. 1, *12*). К ней и примыкает микропилярная группа клеток зародышевого мешка, из которой образуется яйцевой аппарат, а после оплодотворения здесь находятся зигота и проэмбрио (рис. 2, *1—9*). В то же время антиподальный комплекс и «полярные» ядра дезорганизованы и располагаются случайно по периферии зародышевого мешка в его халазальной половине. Зародышевый мешок, а позднее эндосперм, окружен, кроме микропилярной части, массивной однородной нуцеллярной тканью, богатой запасными питательными веществами, но

лишенной проводящей или какой-либо другой специализированной ткани. Халазальный полюс теряет свое морфологическое выражение, изменяется типичная, вытянутая по оси микропиле—халаза форма зародышевого мешка, а антиподы располагаются как на халазальной, так и на латеральной сторонах стенки зародышевого мешка (рис. 1, *12*; 2, *2—9*; 3, *2*).

У большинства покрытосемянных с двухполюсным зародышевым мешком антиподы лежат в халазальной его части, к которой подходит проводящий тяж, как, например, у изученных одной из нас (Никитичева, 1979) норичниковых. В то же время известно своеобразное латеральное расположение антипод у злаков, которое сочетается с оканчивающимся в этом районе проводящим пучком семяпочки (Александров, 1946; Яковлев, 1950; Батыгина, 1974). Это подтверждает нашу точку зрения, что нефиксированное расположение антипод у рода *Peperomia* связано с особенностями питания зародышевого мешка, главным образом с особенностями строения нуцеллуса.

Одним из дискуссионных вопросов, касающихся строения зародышевого мешка рода *Peperomia*, является число клеток яйцевого аппарата. Campbell (1899, 1901) находил в нем 2—3 клетки, причем в случае наличия трех клеток одну из них он не относил к яйцевому аппарату, а принимал за латеральную. 2- и 3-клеточный яйцевой аппарат обнаруживали и другие исследователи (Fagerlind, 1939; Murty, 1959). В соответствии с мнением Johnson (1900, 1914), утвердилось представление, что типичный яйцевой аппарат рода *Peperomia* 2-клеточный и состоит из яйцеклетки и синергиды. Анализируя рисунки Johnson мы пришли к выводу, что он описывал строение яйцевого аппарата в оплодотворенных зародышевых мешках, когда яйцеклетка становилась крупной хорошо очерченной клеткой, а одна из синергид, очевидно, была уже разрушена. Fagerlind (1939) описал зародышевые мешки двух типов у *Peperomia pellucida*: округлые и грушевидные, причем в первых он находил только 2-клеточный яйцевой аппарат, а во вторых — 3-клеточный. Просмотрев большое число зародышевых мешков у исследованных нами видов, мы убедились в том, как трудно определить медианный продольный срез округлого небольшого зародышевого мешка. Мы полагаем, что только грушевидные зародышевые мешки с 3-клеточным яйцевым аппаратом, наблюдаемые Fagerlind, соответствуют срединному продольному срезу. Из анализа литературы и наших наблюдений мы пришли к заключению, что у рода *Peperomia* яйцевой аппарат состоит из трех слабо дифференцированных клеток, расположенных стабильно на микропилярном полюсе под париетальной тканью, почти на оси с микропиле.

Кроме формы зародышевого мешка и расположения яйцевого аппарата и антипод, оригинальной особенностью видов рода *Peperomia* является ценоцитная структура центральной клетки. В образовании центрального ядра принимают участие от 5 до 13 ядер. Вследствие этого после добавления ядра спермия первичное ядро эндосперма может быть образовано 6—14 ядрами. По мнению Г. Е. Гваладзе (1973), в связи с тем, что эндосперм является временной питательной тканью, его плоидность не играет решающей роли и поэтому она не всегда строго определена. Гваладзе и другие исследователи показали, что эндосперм с различной плоидностью одинаково хорошо выполняет свою функцию. Это представление также подтверждается тем, что даже у одного вида рода *Peperomia* часто варьирует число ядер, сливающихся в первичное ядро эндосперма (так же, как и число антипод). Наиболее высокая плоидность эндосперма отмечена у *P. hispidula* (Johnson, 1914), которая может достигать 14n (если антипод не образуется). У *P. blanda* образуются 3—6 антиподальных клеток, а плоидность эндосперма варьирует от 7n до 11n.

Процесс оплодотворения дает стимул не только к развитию зародыша и эндосперма, но и к преобразованиям материнской ткани семяпочки — накоплению запасных веществ в нуцеллусе и к перестройкам в покровной ткани. В клетках внутреннего слоя интегумента накапливаются дубильные

вещества и формируется своего рода защитный барьер, под покровом которого идет развитие проэмбрио и эндосперма, а также накопление запасных веществ в перисперме. Родина видов рода *Peperomia* — тропики, поэтому роль защитного танидоносного интегументального слоя весьма велика.

Обращает на себя внимание и еще одно важное обстоятельство: образование тетраспорического зародышевого мешка и эндосперма не сопровождается дезинтеграцией нуцеллуса, хотя ценоцитный зародышевый мешок и высокополиплоидный эндосперм представляют собой активные структуры. Они лизируют только непосредственно прилегающие клетки нуцеллуса, а основная ткань нуцеллуса сохраняется как запасающая в семени, потребляясь в процессе прорастания. У большинства же покрытосемянных нуцеллус поглощается в процессе развития зародышевого мешка (в тенуинуцеллятных семяпочках) или на первых этапах развития эндосперма. У представителей рода *Peperomia* сложился иной тип взаимоотношений эндосперма и нуцеллуса, отражающих сравнительно низкий уровень эволюционного развития. Но несомненно, что своеобразное развитие и строение семяпочки, зародышевого мешка и структур семени в целом представляют собой результат их коррелятивной эволюции.

ЛИТЕРАТУРА

А л е к с а н д р о в В. Г. (1946). Об антиподах и зародышевом мешке. Бот. ж., 31, 6. — Б а т ы г и н а Т. Б. (1974). Эмбриология пшеницы. Л., Колос. — Г в а л а д з е Г. Е. (1973). Сравнительно-эмбриологическое исследование зародышевых мешков типов Polygonum, Oenothera, Allium, Fritillaria у некоторых растений. Автореф. докт. дис., Тбилиси. — Г в а л а д з е Г. Е. (1978). Зародышевый мешок типа Peperomia. VII Всес. симпоз. по эмбр. раст., 3. Киев, Наукова думка. — Г е р а с и м о в а - Н а в а ш и н а Е. Н. (1954). Двойное оплодотворение покрытосеменных, его природа и происхождение. Докт. дис., Л. — Г е р а с и м о в а - Н а в а ш и н а Е. Н. (1971). Двойное оплодотворение покрытосеменных и некоторые его теоретические аспекты. Пробл. эмбриологии. Киев, Наукова думка. — Н и к и т и ч е в а З. И. (1979). О взаимосвязях в развитии эндосперма и тканей семязачатка у видов семейств *Scrophulariaceae* и *Orobanchaceae*. Бот. ж., 64, 11. — Р о м а н о в И. Д. (1971). Типы развития зародышевого мешка покрытосеменных растений. Пробл. эмбриологии. Киев, Наукова думка. — Я к о в л е в М. С. (1950). Структура эндосперма и зародыша злаков как систематический признак. Тр. Бот. инст. АН СССР, 1, 7. — Я к о в л е в М. С. (1974). Гаметогенез, зародышевый мешок и пыльцевое зерно (к проблеме происхождения *Angiospermae*). Бот. ж., 59, 12. — C a m p b e l l D. H. (1899). A peculiar embryo sac in *Peperomia pellucida*. Ann. Bot., 13, 52. — C a m p b e l l D. H. (1901). The embryo sac of *Peperomia*. Ann. Bot., 15, 57. — F a g e r l i n d F. (1939). Die Entwicklung des Embryosacks bei *Peperomia pellucida* Kunth. Archiv Bot., 29A, 17. — F a g e r l i n d F. (1944). Der tetrasporische Angiospermen—Embryosack und dessen Bedeutung für Verständnis der Entwicklungsmechanik und Phylogenie des Embryosackes. Archiv Bot., 31A, 11. — J o h a n s e n D. A. (1950). Plant embryology. Chronica Botanica Waltham. — J o h n s o n D. S. (1900). On the endosperm and embryo of *Peperomia pellucida*. Bot. Gaz., 30, 1. — J o h n s o n D. S. (1902). On the development of certain *Piperaceae*. Bot. Gaz., 34, 5. — J o h n s o n D. S. (1914). Studies of the development of the *Piperaceae*. 2. The structure and seed development of *Peperomia hispidula*. Amer. J. Bot., 1, 7—8. — M u r t y Y. S. (1959). Studies in the order *Piperales*. III. A contribution to the study of floral morphology of some species of *Peperomia*. J. Indian Bot. Soc., 38, 1.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 1 VIII 1980.

SUMMARY

The development of the embryo sac, embryo, endosprem, and ovule in *Peperomia blanda*, *P. eburnea*, *P. obtusifolia*, *P. pellucida* has been studied. Tetrasporic 16-nuclear embryo sac was proved to be present in the representatives of the genus *Peperomia*. Unlike common opinion that the 2-celled egg apparatus is characteristic of the embryo sac of *Peperomia* it was shown that the species studied appeared to have 3-celled egg apparatus, morphological differentiation of which is rather slow and is completed after the fertilization. The development of the nucellus and integument has been followed. The structural peculiarities of the embryo sac, endosprem, and the embryo have been compared with the character of nucellus differentiation.

УДК 581.9 : 633.2.03 (47) (—16)

В. И. Василевич, И. В. Сырокомская

ОПЫТ ФЛОРИСТИЧЕСКОЙ КЛАССИФИКАЦИИ СУХОДОЛЬНЫХ ЛУГОВ СЕВЕРО-ЗАПАДА ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ СССР

V. I. VASILEVICH, I. V. SYROKOMSKAYA. AN ATTEMPT OF FLORISTICAL CLASSIFICATION OF THE UPLAND MEADOW VEGETATION IN THE NORTH-WEST OF THE EUROPEAN PART OF THE USSR

На основе 117 описаний луговой растительности в Бежаницком р-не Псковской обл. выделено 5 растительных ассоциаций и 2 субассоциации, которые относятся к классу Molinio—Arrhenatheretea. Каждый из выделенных синтаксонов охарактеризован сочетанием групп видов, имеющих сходное распределение в пределах изученной совокупности.

Суходольные луга лесной зоны представляют собой один из наиболее трудных объектов геоботанической классификации из-за своей полидоминантности, а точнее отсутствия четко выраженных доминантов во многих сообществах, из-за изменения соотношений между видами в течение вегетационного сезона и в годы с разными условиями погоды. На суходольных лугах в условиях умеренного увлажнения и невысокого богатства почвы произрастает обширная группа растений, многие из которых могут достигать высокого обилия. Конкурентные способности этих видов, возможно, примерно одинаковы, что и не позволяет одному из них занять господствующее положение в сообществе, значительно потеснив остальные. Громадная доля варьирования видового состава и соотношения видов на суходольных лугах не связана с различиями в условиях среды, а определяется наличием зачатков того или иного вида, историей данного сообщества и случайными обстоятельствами.

Следует учитывать и крайнюю молодость этого типа растительности. Суходольные луга возникли лишь в эпоху интенсивного земледельческого освоения территории, т. е. всего 1000—1500 лет назад, когда на гарях, вырубках и залежах начались покосы и пастьба скота, что мешало интенсивному зарастанию их лесом. За это короткое время не успели возникнуть виды или даже экотипы, способные интенсивно подавлять конкурентов и устойчиво доминировать в сообществах суходольных лугов.

Все это обусловливает высокую степень непрерывности растительности суходольных лугов, в которой растительные ассоциации разграничены крайне плохо. Видовой состав сообществ в связи с изменениями условий среды меняется очень плавно; отсутствуют группы видов, тесно сопряженных друг с другом

Материалом для этой работы послужили 117 описаний луговых сообществ, выполненных с конца июня по начало августа 1977 г. в Бежаницком р-не Псковской обл., в окрестностях дер. Дубки, которая расположена в северо-восточной части района, в 14 км на восток от ст. Чихачево железной дороги Дно—Великие Луки. Исследованиями были охвачены все массивы суходольных лугов, находящиеся в радиусе 5—7 км от этой деревни. По геоботаническому районированию Псковской обл., выполнен-

ному А. С. Карпенко (1960), данная территория входит в подзону хвойно-широколиственных лесов, но ее граница с южной тайгой проходит лишь немного севернее данного района.

Для этого района С. Г. Самбук (1980) провел количественную классификацию и ординацию растительности, но из-за ограниченного числа пробных площадей, включенных в обработку (89), луга не удалось разделить на группы.

Для классификации этой довольно пестрой совокупности описаний мы решили использовать флористические критерии, т. е. выделить группы видов, имеющих сходное распределение в данной совокупности сообществ, и на основе их наличия подразделить на группы сообщества. При выделении таких групп видов следует принимать во внимание и обилие видов, а не только их присутствие на пробной площади. Высокое обилие вида обычно характеризует более узкий диапазон условий среды. Это следует из колоколообразной кривой распределения обилия вида по градиенту факторов среды, что сейчас считают законом (Whittaker, 1975; Миркин, Розенберг, 1978). Кроме того, нам необходимо выделить такие синтаксоны, которые имели бы не только группу диагностических видов, но характеризовались бы определенной общностью по биомассе, т. е. имели бы группу общих обильных видов. Конечно, в пределах ассоциации допустимо большое варьирование в обилии этих видов, что связано с фитоценотической замещаемостью. Вопреки широко распространившемуся у нас мнению, последователи школы Браун-Бланке широко используют виды с высоким обилием в качестве характерных. Так, например, асс. Cladietum marisci выделена по одному характерному виду — *Cladium mariscum* с высоким обилием (Staniewska-Zątek, 1978). Аналогично выделяются ассоциации Caricetum gracilis, Glycerietum maximae, Typhoidetum arundinaceae (Dirschke, 1968).

Вначале мы выделили две группы видов (№ 3—5 и 6, см. таблицу). Первая из этих групп характеризует сравнительно сухие луга, вторая — относительно влажные. Но так как экологический диапазон этой совокупности описаний невелик, эти группы перекрываются. Кроме того, была выделена группа Potentilla erecta — Succisa pratensis, характеризующая более бедные и оподзоленные кислые почвы. Это типичные психромезофиты лугов лесной зоны. Так как экологические амплитуды этих видов весьма широки, группа считалась представленной в описании лишь в том случае, когда оба вида встречались с достаточно высоким покрытием (5—10%).

Мы также сочли возможным выделить сообщества, отличающиеся высоким покрытием *Agrostis tenuis* и *Anthoxanthum odoratum*, *Deschampsia caespitosa*, *Dactylis glomerata*. Таким путем все наши описания поделились между 7 синтаксонами.

Оказалось, что первая группа видов неоднородна по характеру распределения видов по синтаксонам, и поэтому ее пришлось разделить на 3 группы. Всего в диагностической таблице представлено 10 групп видов.

Группа Festuca rubra включает виды, встречающиеся с высоким постоянством во всех синтаксонах. Из 10 видов этой группы 7 являются характерными видами класса Molinio—Arrhenatheretea R. Tx. 1937 («Szata roślinna Polski», 1972): *Centaurea jacea*, *Festuca rubra*, *Lathyrus pratensis*, *Ranunculus acris*, *Rumex acetosa*, *Trifolium pratense*, *Vicia cracca*. В связи с этим не возникает сомнений, что все выделенные нами синтаксоны относятся именно к этому классу. Второй класс европейских луговых сообществ — Festuco—Brometea Br.-Bl. et Tx. 1943 — включает ксеротермические сообщества на карбонатных почвах. Среди характерных видов этого класса много степных и лесостепных (лугово-степных) видов. Из видов, часто встречающихся в изученных нами сообществах, к характерным для этого класса принадлежат лишь *Pimpinella saxifraga* и *Plantago media*.

К классу Molinio—Arrhenatheretea H. Passarge (1976) относит все луга Карельского перешейка. Но в пределах этого класса он выделяет особый порядок Alchemillo—Deschampsietalia caespitosae Pass. 1976. Для лугов

Диагностическая таблица синтаксонов суходольных лугов окрестностей дер. Дубки Псковской обл.

№ группы	Виды растений	Синтаксоны 1	2	3	4	5	6	7
1	Festuca rubra	III	IV	V	IV	IV	IV	IV
		2	1	3	2	1	1	1
	Trifolium hybridum	III	IV	V	V	III	V	IV
		1	2	3	2	1	3	1
	Leontodon autumnalis	III	III	IV	III	III	III	II
		1	2	4	2	2	1	1
	Trifolium pratense	III	IV	V	V	IV	IV	II
		1	3	3	2	2	1	+
	Centaurea jacea	V	V	V	V	V	IV	IV
		7	11	8	7	10	2	1
	Achillea millefolium	IV	V	IV	V	IV	III	V
	Ranunculus acris	IV	IV	V	V	V	V	V
	Lathyrus pratensis	IV	III	IV	IV	IV	III	II
	Rumex acetosa	III	III	III	III	III	III	II
	Vicia cracca	V	V	V	V	V	IV	II
2	Trifolium medium	II	III	II	I	IV	I	—
		3	1	2	1	2	+	—
	Briza media	III	IV	V	V	III	I	—
		1	2	2	2	+	+	—
	Melampyrum nemorosum	II	III	III	III	II	II	—
		3	5	4	2	3	1	—
	Trifolium repens	V	V	V	V	IV	III	—
		2	4	3	2	2	1	—
	Alchemilla pastoralis	IV	V	V	V	V	III	—
		4	4	5	4	4	2	—
	Rhinanthus vernalis	V	IV	V	III	III	III	—
	Carex pallescens	IV	IV	IV	IV	IV	IV	—
	Luzula multiflora	IV	III	V	V	III	II	—
	Trifolium spadiceum	II	III	II	II	II	II	II
3	Leontodon hispidus	V	V	IV	II	III	—	—
	Leucanthemum vulgare	V	V	V	IV	III	II	
4	Galium mollugo	IV	IV	III	II	IV	I	III
	Carum carvi	I	III	II	II	IV	II	II
	Taraxacum officinale	III	IV	IV	II	IV	II	V
5	Pimpinella saxifraga	II	V	IV	III	III	—	—
	Dianthus deltoides	I	II	II	I	I	—	—
	Plantago lanceolata	—	III	III	II	III	I	—
	Plantago media	I	II	I	—	I	—	IV
	Cynosurus cristatus	II	V	III	III	III	II	III
	Campanula glomerata	—	II	I	I	I	I	—
	Fragaria vesca	—	I	—	—	—	—	—
6	Geum rivale	II	I	—	V	V	V	—
	Filipendula ulmaria	I	I	I	V	IV	IV	—
	Geranium palustre	I	I	I	IV	III	III	II
	Ranunculus repens	I	I	—	II	III	IV	—
	Galium uliginosum	—	I		V	I	II	—
	Lysimachia vulgaris	—	I	—	II	—	II	—
	Anthriscus sylvestris	—	I	I	II	V	II	IV
	Angelica sylvestris	—	I	I	II	II	II	II
	Coronaria flos-cuculi	—	I	I	III	II	II	—
	Carex nigra	—	I	I	II	I	I	—
	Potentila anserina	—	I	—	I	I	II	—

№ группы	Виды растений	Синтаксоны						
		1	2	3	4	5	6	7
7	Agrostis tenius	V	V	V	V	V	IV	—
		14	2	2	1	1	1	—
	Anthoxanthum odoratum	V	V	V	V	V	V	V
		6	2	3	3	2	1	+
8	Dactylis glomerata	—	III	II	I	IV	I	V
		—	1	1	+	3	+	55
	Phleum pratense	V	V	V	V	V	V	V
		1	2	1	2	2	2	4
	Festuca pratensis	IV	V	V	IV	V	IV	V
		1	2	2	2	3	2	6
	Poa pratensis	—	III	I	I	I	II	IV
		—	+	+	+	+	+	3
9	Potentilla erecta	IV	II	IV	V	III	III	—
		3	1	8	10	1	2	—
	Succisa pratensis	I	II	V	V	I	II	—
		1	1	7	5	+	1	—
10	Deschampsia caespitosa	V	IV	V	V	V	V	—
		2	3	3	7	4	40	—
	Число описаний	9	46	16	17	17	9	3

Примечание. Синтаксоны: 1 — асс. Agrostidetum tenuis, 2 — асс. Leontodetum hispidi, 3 — субасс. L. hispidi potentilletosum, 4 — субасс. Geetum rivalis potentilletosum, 5 — асс. Geetum rivalis, 6 — асс. Deschampsietum, 7 — асс. Dactyletum.

В графах: римские цифры — классы постоянства, арабские — среднее покрытие, %.

этого порядка характерно отсутствие умеренно среднеевропейских луговых злаков: *Arrhenatherum elatius*, *Trisetum flavescens*, *Bromus mollis*, *Helictotrichon pubescens*, *Holcus lanatus*, *Cynosurus cristatus*. Этот порядок выделил Пассарге на основе ограниченного числа описаний, поэтому характерные виды порядка нельзя считать окончательно установленными. Он отмечает, что в этом порядке получают широкое распространение представители среднеевропейских горных лугов: виды рода *Alchemilla*, *Equisetum sylvaticum*, *Juncus filiformis*, *Cirsium heterophyllum*, *Trollius europaeus*, *Hypericum tetrapterum*. Очень распространенным видом становится *Deschampsia caespitosa*. В пределах этого порядка H. Passarge (1976) выделяет 3 союза, но так как это деление было им проведено лишь на основе небольших личных сборов, союзы нельзя считать окончательно установленными.

Группа Trifolium medium объединяет, как и первая группа, типичные луговые виды, встречающиеся во всех выделенных нами синтаксонах, за исключением асс. Dactyletum. К сожалению, последняя представлена всего тремя описаниями, что не позволяет с уверенностью утверждать, что эти виды не могут в ней встречаться. Вероятно, отсутствие видов этой группы и вообще низкое число видов в данной ассоциации Dactyletum объясняется тем, что *Dactylis glomerata* — верховой злак с достаточно высокой конкурентной мощностью, который вытесняет многие виды низкорослого разнотравья. Известно, что луговые сообщества с относительно мощными эдификаторами отличаются низким видовым разнообразием (Grime, 1973). Сообщества с доминированием верховых злаков следует, по-видимому, выделять в особый союз.

Далее следуют две группы видов, которые дифференцируют эти луговые сообщества по отношению к влажности почвы. Группа Geum rivale

характеризует более влажные местообитания. Она состоит из гидромезофитов, за исключением *Anthriscus sylvestris* и *Angelica sylvestris*. Но такая относительная неоднородность этой группы объясняется тем, что многие гидромезофиты на этих лугах не имеют высокого обилия и высокой жизненности. Сообщества с данной группой видов представляют край экологической амплитуды гидромезофитов, и поэтому не удивительно, что некоторые мезофиты имеют сходное с ними распределение в пределах исследованных нами лугов.

Группа Leontodon hispidus характеризует более сухие условия местообитания. *Leontodon hispidus* — лесолуговой-лугово-степной вид (Носова, 1973); М. Л. Раменская (1958) считает его ксеромезофитом. Согласно экологическим шкалам (Раменский и др., 1956), оба вида этой группы встречаются обильно при ступенях увлажнения 56—59 и ступенях богатства почвы 8—11. Эта группа характеризует более сухие и более бедные условия среды, чем предыдущая. Группа Pimpinella saxifraga объединяет виды, также являющиеся в пределах исследованной нами совокупности сообществ индикаторами относительной сухости почвы. Хотя среди них нет ни одного относящегося, по Л. М. Носовой (1973), к лугово-степным, все же *Pimpinella saxifraga*, *Plantago lanceolata*, *P. media* — это виды, достигающие высокого обилия в степной и лесостепной зонах (Ниценко, 1962; Самойлов, 1962). *Dianthus deltoides*, по А. А. Ниценко (1955, 1962), представитель сухолюбивого разнотравья, вид, переходный к песчано-луговой степной группе. *Cynosurus cristatus* — среднеевропейский луговой вид (Passarge, 1976), указывающий на юго-западное положение исследованного района в пределах Северо-Запада РСФСР. Виды этой группы несколько более требовательны к богатству почвы, чем группы Leontodon hispidus, поэтому они и не встречаются в сообществах, где обильны *Agrostis tenuis* и *Anthoxanthum odoratum*.

Виды группы Gallium mollugo, по данным М. Л. Раменской (1958) и Е. П. Матвеевой (1967), — типичные мезофиты. Но Ниценко (1962) считает *Carum carvi* одним из наиболее ксерофильных луговых растений. Виды этой группы встречаются во всех выделенных нами синтаксонах, но достигают высокого постоянства лишь в более сухих местообитаниях.

Все три группы (Leontodon hispidus, Pimpinella saxifraga и Galium mollugo) близки по экологии, и естественно, их распределение по синтаксонам в значительной мере перекрывается, однако наборы синтаксонов, в которых они достигают высокого постоянства, разные. Если мы примем во внимание принцип экологической индивидуальности видов, то такая ситуация оказывается совершенно естественной. Никакая методика не может нам дать четко разграниченные группы видов.

Группа Potentilla erecta использована нами для выделения двух психрофильных субассоциаций, характеризующихся более бедными оподзоленными и кислыми почвами. На остальных группах видов мы остановимся при характеристике растительных ассоциаций.

1. Acc. Agrostidetum tenuis ass. nova. Объединяет сообщества с высоким покрытием *Agrostis tenuis* и *Anthoxanthum odoratum*. Занимает сухие, но относительно бедные местообитания, что и определяет малое постоянство видов групп Pimpinella saxifraga и Galium mollugo. Полевицевые луга широко распространены на территории Северо-Запада. Обычно они связаны со старыми залежами (Ниценко, 1955). Ниценко выделяет в пределах полевицевой формации несколько ассоциаций, из которых данной ассоциации соответствует манжетково-полевицевая ассоциация, приуроченная к самым богатым среди полевичников почвам. Для Карелии Раменская (1958) приводит очень близкую к выделенной нами ассоциацию полевичник злаково-разнотравный. Пожалуй наиболее заметное различие — замена *Centaurea jacea* более восточным видом — *C. phrygia*. В Латвии, по данным Г. С. Сабардиной (1957), полевичники встречаются редко и небольшими участками. Она приводит 3 описания, относящиеся к трем разным ассоциациям. Все они довольно близки к выделенной нами ассоциации,

но все же в них отсутствуют многие виды из групп Festuca rubra и Trifolium medium. Изученные нами сообщества — несколько влажнее и богаче. Они представляют собой край амплитуды тех условий среды, в которых доминирует полевица.

Е. П. Матвеева (1967) приводит три типа полевичников, связанных с залежами разного происхождения. По составу асс. Agrostidetum tenuis больше подходит к полевичникам, возникшим в процессе вырождения клеверно-тимофеечных полей, но посевов многолетних трав в этом районе никогда не было.

2. Асс. Leontodetum hispidi ass. nova. Занимает такие же сухие, но более богатые местообитания. Эта ассоциация характеризуется наличием групп Leontodon hispidus и Galium mollugo при низком покрытии *Agrostis tenuis* и *Anthoxanthum odoratum*. В пределах этой ассоциации по высокому постоянству соответствующих дифференциальных групп видов выделены 2 субассоциации — L. h. pimpinelletosum и L. h. potentilletosum. Это полидоминантная ассоциация, в которой ни один вид не имеет устойчиво высокого обилия. М. Ф. Короткий (1912) для юга Псковской области приводит асс. Leontodo—Chrysanthemetum, близкую к выделенной нами по флористическому составу, но имеющую одно весьма существенное отличие — почти сплошной моховой покров из *Rhytidiadelphus squarrosus*, которого нет на изученных нами лугах. А ассоциация с господством кульбабы и нивянки, описанная Г. И. Ануфриевым (1915) в юго-восточной части бывшего Новоржевского уезда и Н. П. Кузнецовой (1915) в бывшем Опочецком уезде, от выделенной нами ассоциации ничем существенно не отличается. В дальнейшем в «злаково-осоковый» период классификации лугов разнотравные ассоциации почти никем не выделялись, и аналогов данной ассоциации в более новой геоботанической литературе найти нельзя.

Очевидно, асс. Leontodetum hispidi является характерной для суходольных лугов южной половины Псковской обл. Эти луга в послереволюционный период никем не изучались. Leontodon hispidus нередко встречается и севернее, в Ленинградской обл. и даже в Карелии, но пока трудно сказать, в какой мере сохраняется там флористический состав, характерный для этой ассоциации.

3. Асс. Geetum rivalis ass. nova. Это типичная полидоминантная ассоциация, характеризующаяся присутствием с высоким постоянством группы видов Geum rivale. Виды групп Leontodon hispidus и Pimpinella saxifraga имеют низкое постоянство и не могут считаться характерными для ассоциации. Наличие видов группы Geum rivale говорит о несколько большем увлажнении почв в сообществах этой группы. Но отличия от предыдущей ассоциации не очень велики. Виды группы Geum rivale имеют, как правило, низкое покрытие, а многие из них и пониженную жизненность. В сообществах ассоциации господствуют луговые мезофиты групп Festuca rubra и Trifolium medium.

В пределах этой ассоциации по присутствию соответствующих дифференциальных групп видов можно выделить две субассоциации — G. r. galiosum и G. r. potentilletosum.

Аналоги этой ассоциации в литературе найти не легко. Раменская (1958) выделяет формацию влажноразнотравных лугов, но все они отличаются высоким обилием *Trollius europaeus* и *Alchemilla acutangula*, которые встречаются очень редко в выделенной нами ассоциации. Ассоциацию Geum rivale нельзя отнести к влажноразнотравным лугам.

4. Асс. Deschampsietum ass. nova. Включает сообщества с доминированием *Deschampsia caespitosa* и видами группы Geum rivale. От предыдущей ассоциации ее отличает не только высокое обилие щучки, но и пониженные встречаемость и обилие видов групп Galium mollugo и Potentilla erecta.

Щучковая формация — одно из наиболее неудачных «творений» сторонников чисто доминантной классификации.

Deschampsia caespitosa имеет широкую экологическую амплитуду, и эта формация включает весьма пестрый набор сообществ. Внутри же ее обычно выделяют большое число ассоциаций, но это не спасает положения, так как экологическая цельность формации вызывает сомнения. С одной стороны, эти ассоциации можно объединить в несколько синтаксонов одного ранга, а с другой — к ним можно присоединить и ассоциации, в которых щучка не доминирует.

Щучковые луга чрезвычайно широко распространены в лесной зоне. Для территории Латвии Г. С. Сабардина приводит 23 ассоциации щучковых лугов. Выделенная нами ассоциация Deschampsietum более или менее соответствует группе ассоциаций щучников с согосподством настоящих луговых растений, отмеченной Сабардиной. Это наиболее сухие щучковые луга. В классификации лугов Ленинградской обл., предложенной Ниценко (1955), данной ассоциациии соответствуют следующие группы ассоциаций: лютиково-щучковая, гравилатово-щучковая и манжетково-щучковая. Матвеева (1967) относит разные группы ассоциаций щучников к различным классам формаций. Выделенная нами ассоциация должна быть отнесена к классу формаций обедненных лугов. Судя по данным Раменской (1958), в Карелии преобладают гораздо более влажные щучковые луга, чем выделенная нами ассоциация.

Флористическое своеобразие данной ассоциации невелико, и ее можно было бы рассматривать как субассоциацию в пределах асс. Geetum rivalis. Но все же доминирование щучки — довольно весомый признак. Несомненна ее сравнительно высокая эдификаторная роль. К тому же это устойчивый доминант, не изменяющий существенно своего обилия в зависимости от условий погоды разных лет. Такой вид должен быть более существенным классификационным признаком, чем какой-либо малообильный вид, который может иметь к тому же очень широкую экологическую амплитуду. Флористические критерии, так же как и доминирующие виды, не следует использовать шаблонно, не обращая внимания на все остальные признаки растительных сообществ.

5. Асс. Dactyletum ass. nova. Эта ассоциация в исследованном районе занимает очень небольшие площади. Она встречается редко и небольшими участками на пологих склонах или в понижениях рельефа, где почвы богаты и относительно хорошо увлажнены. Господство в травостое верховых злаков (ежи, лисохвоста, луговой овсяницы) приводит к формированию относительно бедных по видовому составу сообществ. Развитие густого и высокого травостоя вызывает вытеснение ряда видов в результате сильного затенения и корневой конкуренции.

Действительно, данная ассоциация характеризуется отсутствием видов групп Trifolium medium, Leontodon hispidus, Potentilla erecta и очень низким участием видов групп Galium mollugo, Pimpinella saxifraga и Geum rivale. Возрастает обилие лишь видов группы Dactylis glomerata: *Phleum pratense*, *Festuca pratensis*, *Poa pratensis*.

Флористические отличия этой ассоциации от всех предыдущих настолько велики, что ее следует, по-видимому, рассматривать в рамках по крайней мере другого союза, но недостаток материала заставляет нас пока воздержаться от окончательного вывода.

Сабардина (1957) не приводит ежовых лугов для территории Латвии, нет их и в классификации Раменской (1958) для Карелии.

Ниценко (1955) в своем обзоре лугов Ленинградской обл. отмечает, что на старокультурных землях встречаются клочки ежовых, лисохвостных и луговоовсяницевых лугов, которые постепенно вырождаются. Е. П. Матвеева (1967) приводит ряд растительных ассоциаций с доминированием ежи и считает, что все они возникают в результате посевов.

Таким образом, нами выделено всего 5 растительных ассоциаций, охватывающих все разнообразие суходольных лугов данного района. Это во много раз меньше того, что можно было бы выделить на основе строго доминантного подхода, но такое число растительных ассоциаций

не кажется чрезмерно малым, если учитывать небольшую амплитуду условий местообитаний исследованных нами сообществ. Первые две ассоциации занимают более сухие почвы, причем асс. Leontodetum hispidi приурочена к несколько более богатым и главное более прогреваемым почвам, в связи с чем она нередко встречается на склонах южной экспозиции. Асс. Geetum rivalis занимает более влажные участки, а асс. Deschampsietum — такие же по влажности, но подверженные более интенсивному выпасу. К наиболее богатым местообитаниям приурочена асс. Dactyletum.

Пока преждевременно строить какую-либо иерархическую систему из этих синтаксонов. Для этого необходим анализ совокупности луговых сообществ, имеющих более широкую фитоценотическую амплитуду и охватывающих значительно большую территорию.

ЛИТЕРАТУРА

Ануфриев Г. И. (1915). Сенокосные угодья юго-восточной части Новоржевского уезда. Материалы по организации и культуре корм. площади. 11. — Карпенко А. С. (1960). Особенности растительного покрова Псковской области в связи с основными факторами географической среды. Бот. ж., 45, 5. — Короткий М. Ф. (1912). К вопросу о распределении растительности лугов и лесов в зависимости от почвы (по исследованиям в Торопецком уезде в 1908 г.). Псков. — Кузнецова Н. П. (1915). Сенокосные угодья средней части Опочецкого уезда. Материалы по организации и культуре корм. площади, 11. — Матвеева Е. П. (1967). Луга Советской Прибалтики. Л., Наука. — Миркин Б. М., Розенберг Г. С. (1978). Фитоценология. Принципы и методы. М., Наука. — Ниценко А. А. (1955). Луга Ленинградской области и меры их улучшения. Вест. ЛГУ, 10. — Ниценко А. А. (1962). Остепненные луга Северо-Запада СССР и их значение в сельском хозяйстве. В кн.: Природные условия и вопросы земледелия на Северо-Западе СССР. Л., Изд. ЛГУ. — Носова Л. М. (1973). Флоро-географический анализ северной степи европейской части СССР. М., Наука. — Раменская М. Л. (1958). Луговая растительность Карелии. Петрозаводск. изд. — Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижикова О. Н., Антипин Н. А. (1956). Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М., Сельхозгиз. — Сабардина Г. С. (1957). Луговая растительность Латвийской ССР. Рига, Изд. АН ЛатвССР. — Самбук С. Г. (1980). Использование мер отрицательного обилия видов для экологической ординации растительных сообществ. Бот. ж., 65, 3. — Самойлов Ю. И. (1962). Луга совхоза «Кикерино» и меры их улучшения. Вест. ЛГУ, 21. — Dirschke H. (1968). Über eine Großseggen Riedgesellschaft mit *Carex aquatilis* im Wümmetal östlich von Bremen. Mitt. Flor.-soziol. Arbeitsgem., N. F., 13. — Grime J. P. (1973). Competitive exclusion in herbaceous vegetation. Nature, 242, 5396. — Passarge H. (1976). Über boreale Gründlandgesellschaften. Feddes Repert., 87, 7—8. — Staniewska-Zatek W. (1978). Zespól Cladietum marisci All. 1922 w Wielkoplsde. Bad. fizjogr. nad Polską zachod., 30. — Szata roślinna Polski. (1972). 1. Warszawa. — Whittaker R. H. (1975). Communities and ecosystems. N. Y.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 31 X 1980.

SUMMARY

On the basis of 117 descriptions of the meadow vegetation in the Bezhanitzky Region, the Pskov Oblast, 5 plant associations and 2 subassociations, which belong to the class Molinio-Arrhenateretea, have been established. Each of the syntaxa is characterized by the combination of groups of species, which have similar distribution within the limits of the aggregation studied.

УДК 632.937.2 : 582.632.2 (479)

Н. В. Глотов, Л. Ф. Семериков,
В. С. Казанцев, В. А. Шутилов

ПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА *QUERCUS ROBUR (FAGACEAE)* НА КАВКАЗЕ

N. V. GLOTOV, L. F. SEMERIKOV, V. S. KASANTSEV, V. A. SHUTILOV. POPULATIONAL STRUCTURE OF *QUERCUS ROBUR (FAGACEAE)* IN THE CAUCASUS

Изучена популяционная структура *Quercus robur* на Кавказе. Дуб черешчатый представляет собой сложноструктурированную систему популяций. В пределах кавказского ареала выделено шесть групп популяций. По-видимому, различия между группами популяций генотипически определяются естественноисторическими условиями геоботанических провинций (подпровинций), к которым эти группы приурочены. В рамках существующей внутривидовой систематики дуба черешчатого невозможно провести классификацию выделенных групп. Это требует разработки эволюционной внутривидовой систематики, изоморфной структуре микроэволюционного процесса у этого вида.

Одна из важнейших проблем охраны и рационального использования ресурсов биосферы — определение популяционной структуры видов как основы для поиска, сохранения и рационального использования их генетического потенциала.

Круг вопросов, лежащих в русле этой проблемы, состоит в анализе внутри- и межпопуляционной изменчивости, в исследовании принципов подразделения вида на популяции и особенностей структуры популяций в разных частях ареала.

Назревшую необходимость в связи с интенсивной эксплуатацией представляют исследования популяционной структуры дуба черешчатого *Quercus robur* L. — одной из наиболее ценных лесных пород умеренного пояса. Его ареал на Кавказе включает несколько физико-географических областей — Западное, Центральное, Восточное Предкавказье, Колхидскую низменность, Куринскую впадину, частично Большой Кавказ и Закавказское нагорье (Гвоздецкий, 1954) — и характеризуется значительной пестротой геолого-орографических, климатических, почвенных и фитоценотических условий произрастания.

Изучение изменчивости дуба черешчатого на Кавказе начали C. Koch (1849) и Ch. Steven (1857), которые описали ряд его популяций в ранге самостоятельных видов: *Q. imeretina* Stev., *Q. erucifolia* Stev., *Q. longipes* Stev., *Q. pedunculiflora* Koch. В дальнейшем таксономические отношения дуба черешчатого и близких ему видов неоднократно пересматривались (Медведев, 1908, 1919; Ascherson, Graebner, 1908—1913; Воронов, 1930; Малеев, 1935, 1936; Schwarz, 1937, 1964; Camus, 1938—1939; Сосновский, 1940, 1944; Гроссгейм, 1945). Детальный анализ истории исследований, подробное описание выделенных форм, сопоставление разных точек зрения проведены Д. И. Красильниковым (1962) и Ю. Л. Меницким (1971). Красильников рассматривает дуб черешчатый как сложную систему популяций, разделенных на два эколого-географических подвида — северный и южный. К северному подвиду (*Q. robur* L. ssp. *septentrionalis*

Krassiln.=*Q. robur* L. ssp. *robur* Menits.) отнесены северокавказские и западнокавказские популяции, сближенные ввиду отсутствия хиатуса по таксономически важным признакам с европейским дубом черешчатым. Популяциям дуба черешчатого из Западного Закавказья Меницкий придает ранг подвида *Q. robur* ssp. *imeretina* (Stev.) Menits.

Южный подвид (*Q. robur* L. ssp. *meridionalis* Krassiln.=*Q. robur* L. ssp. *pedunculiflora* (Koch) Menits.) обладает более или менее выраженным звездчатым опушением нижней поверхности листьев и более ксероморфным их строением. Он произрастает в южной части ареала и включает популяции, ранее описанные как самостоятельные виды: *Q. pedunculiflora* Koch, распространенный в Дагестане, на крайнем западе Кавказа, в Крыму, в Молдавии, по Анатолийскому побережью и на юге Балканского полуострова (Koch, 1849; Малеев, 1935; Андреев, 1957); *Q. longipes* Stev., *Q. erucifolia* Stev. — в Восточном Закавказье, *Q. haas* Kotshy, *Q. kurdica* Wenz. — в Турецкой Армении и на севере Малой Азии (Малеев, 1935; Schwarz, 1937). Сложность систематики дуба черешчатого объясняется его высокой изменчивостью и делает задачу изучения популяционной структуры особенно интересной.

Материал и методы исследования

В ходе полевых исследований был собран гербарный материал из популяций дуба черешчатого в различных точках его кавказского ареала (рис. 1). Материал собирали таким образом, чтобы в нем были представлены популяции, произрастающие в контрастных эколого-географических условиях. Необходимо было охватить достаточно широкий спектр таких условий, что достигалось сбором гербарных образцов в дубравах различных естественноисторических областей Кавказа — в геоботанических провинциях и подпровинциях («Геоботаническое районирование СССР», 1947). В пределах каждого геоботанического подразделения были исследованы выборки из нескольких территориально разобщенных и различающихся по лесорастительным условиям дубрав. Объем выборки в каждом пункте сбора составлял от 50 до 434 деревьев.

Собирая материал в каждой дубраве, мы раздельно рассматривали последовательные субвыборки численностью 25—35 деревьев, расположенные вдоль маршрутного хода. Такая группировка деревьев означает выделение в пределах дубравы совокупности соседних, предположительно близкородственных деревьев, условно называемых субпопуляциями. На каждом дереве с южной стороны нижней части кроны отбирали 4—5 побегов и измеряли 4—5 листьев. Методика сбора гербарных образцов и изучаемые признаки описаны нами ранее (Глотов, Семериков, 1978; Семериков, Казанцев, 1979). Всего было измерено 11 065 листьев по 13 признакам с 2552 деревьев из 84 субпопуляций в 20 пунктах сбора. Для качественной оценки изменчивости вычисляли и сравнивали средние значения и коэффициенты вариации признаков по пунктам сбора, которые, как мы предполагаем, отражают соответствующие популяции.

Количественно материал изучался с помощью иерархического дисперсионного анализа. В иерархической схеме на верхнем уровне устанавливали различия между группами популяций в геоботанических подразделениях, далее — различия между популяциями и субпопуляциями. На нижних уровнях изучали различия между деревьями и изменчивость листьев в кроне дерева. Путем разложения средних квадратов (в случае достоверности влияния факторов) были получены дисперсии, обусловленные влиянием изучаемых факторов, и вычислены доли влияния этих факторов в структуре изменчивости признаков.

Необходимо учитывать, что группировка субпопуляций по популяциям и по провинциям (подпровинциям) при дисперсионном анализе предопределена структурой материала. Очевидно, задача состоит в распознавании и сравнении реально существующих совокупностей — популяций



Рис. 1. Места популяционных сборов дуба черешчатого на Кавказе.

и их групп. Она может быть сформулирована в терминах распознавания образов как задача «обучения без учителя» и заключается в следующем. Имеющееся множество субпопуляций необходимо разбить на произвольное количество групп таким образом, чтобы в каждую группу оказались включенными близкие между собой субпопуляции. При этом каждая субпопуляция может быть представлена точкой (вектором) в пространстве признаков. Для решения этой задачи мы разработали программу «TAXON» автоматической классификации для ЭВМ БЭСМ=6, алгоритм которой (Тягунов, Шевелева, 1974) представляет собой один из вариантов известного метода корреляционных плеяд (Терентьев, 1960).

Одновременно использовали метод главных компонент (Андерсон, 1963; Рао, 1968; Меницкий, 1971; Айвазян и др., 1974), позволяющий редуцировать многомерное пространство признаков в пространство меньшей размерности (плоскость) для непосредственного изучения популяционной структуры, а также элементы корреляционного (Терентьев, 1960) и факторного (Харман, 1972; Окунь, 1974) анализов. Исследование материала перечисленными методами проводили на основе пакета прикладных программ «CWASAR» в Вычислительном центре Института математики и механики УНЦ АН СССР.

Результаты и их анализ

В табл. 1 приведены средние значения признаков в кавказских популяциях дуба черешчатого. Материал сгруппирован по геоботаническим провинциям и подпровинциям. Анализ этой таблицы показывает, что среднепопуляционные значения одних признаков сильно изменчивы, по другим признакам намечаются отдельные совокупности. Так, по признакам, определяющим размеры листьев, выделяются популяции Эльбрусской подпровинции, имеющие минимальные значения длины, ширины листа и количества лопастей. Листьями с длинным черешком, с сильным развитием вторичных лопастей и отсутствием ушек выделяются популяции Восточно-Закавказской провинции; наиболее высокую частоту опушенных листьев имеют популяции Крымско-Новороссийской провинции (выборки Горный II, Анапа, Новороссийск).

Используя средние значения признаков (табл. 1) и результаты дисперсионного анализа, приведенные в табл. 2 в виде долей влияния факторов

ТАБЛИЦА 1

Средние значения признаков (1—13) листа дуба черешчатого на Кавказе

Геоботаническая провинция (подпровинция)	Популяция	Длина листа, см	Ширина листа, см	Относительная длина вершинки листа	Количество пар лопастей	Рассеченность листа	Количество промежуточных жилок	Длина черешка, мм	Частоты деревьев, имеющих листья: с вторичными лопастями	с узкими лопастями	с острой вершинкой	без ушек	плотные	опушенные
Крымско-Новороссийская	Горный I (1—2) *	9.2	5.1	0.40	5.3	0.32	2.6	3.3	0.37	0.18	0.54	0.13	0.00	0.00
	Джубга (3—4)	9.4	5.1	0.40	6.1	0.25	2.3	2.5	0.22	0.02	0.93	0,03	0.00	0.00
	Анапа (68—69)	10.7	5.9	0.40	5.5	0.38	1.9	6.9	0.52	0.12	0.55	0.45	0.02	0.52
	Новороссийск (70—72)	9.7	5.6	0.41	4.9	0.54	2.8	5.2	0.81	0.05	0.31	0.18	0.00	0.78
	Горный II (67)	9.2	5.0	0.39	5.3	0.34	2.5	4.5	0.61	0.04	0.54	0.21	0.04	0.71
Кубанская	Майкоп (5—7)	10.4	5.8	0.41	6.3	0.23	2.4	3.6	0.19	0.08	0.60	0.04	0.02	0.00
	Курджипс (8—12)	9.8	5.3	0.40	5.9	0.26	2.8	3.5	0.20	0.27	0.63	0.38	0.06	0.00
	Тульская (13—15)	9.1	4.9	0.42	5.9	0.27	2.6	3.2	0.16	0.06	0.49	0.08	0.08	0.00
	Каменномостская (16—17)	10.4	5.9	0.39	6.3	0.23	2.9	4.1	0.28	0.08	0.68	0.04	0.14	0.00
	Убинская (18—19)	9.3	5.0	0.42	6.0	0.32	3.1	2.1	0.08	0.22	0.48	0.14	0.00	0.00
Эльбрусская	Теберда (20—26)	8.1	4.4	0.40	4.3	0.26	1.9	2.8	0.39	0.13	0.17	0.02	0.18	0.00
	Муху (27—30)	8.1	4.4	0.37	4.5	0.24	2.5	3.4	0.14	0.22	0.14	0.01	0.25	0.00
	Джемагат (31—33)	7.5	4.0	0.39	4.4	0.29	2.8	3.1	0.24	0.19	0.15	0.02	0.20	0.00
	Минеральные Воды (34—37)	8.6	4.9	0.41	4.7	0.33	2.4	3.7	0.38	0.10	0.48	0.27	0.00	0.08
Дагестанская	Сулак (38—40)	9.2	5.5	0.44	5.0	0.43	3.6	4.4	0.52	0.10	0.19	0.36	0.13	0.00
	Самур (41—43)	8.3	5.0	0.42	5.0	0.36	3.0	3.4	0.48	0.06	0.21	0.45	0.06	0.00
	Белиджи (44—52)	8.7	5.4	0.43	5.0	0.37	2.4	3.4	0.50	0.12	0.27	0.68	0.06	0.00
Колхидская	Кутаиси (53—66)	9.4	5.3	0.43	4.6	0.21	2.1	2.2	0.12	0.13	0.44	0.23	0.02	0.00
Восточно-Закавказская	Кировабад (73—80)	10.9	5.9	0.38	5.4	0.39	2.3	10.8	0.64	0.12	0.29	0.60	0.03	0.26
	Шамхор (81—84)	10.6	6.1	0.38	5.7	0.42	3.1	10.8	0.83	0.14	0.17	0.55	0.15	0.34

* В скобках — номера субпопуляций, указанные на рис. 2, 3 и в табл. 3.

иерархического комплекса, перейдем к оценке и интерпретации структуры изменчивости признаков.

Оказывается, что основной вклад в общую дисперсию по признакам 1—4 (табл. 2) вносят суммарно изменчивость листьев в кроне дерева и изменчивость листьев на близко расположенных деревьях — от 69.8 до 92.2%. Это справедливо и для остальных признаков, самая нижняя ступень иерархического членения которых включает сумму названных выше компонент изменчивости. Здесь доли влияния составляют от 21.4 до 94.1%.

Различия между субпопуляциями в пределах одной и той же популяции по большинству признаков статистически достоверны ($P < 0.001$). Однако вклад изменчивости на этом уровне иерархии в общую изменчивость признаков очень мал. Доли влияния по разным признакам варьируют от 0 до 6.7%. Таким образом, хотя популяция и не является совершенно гомогенной совокупностью, но относительная изменчивость в ее пределах довольно ограниченна. Это указывает на целостность популяции, ее морфологическое единство, что обусловлено, по-видимому, постоянным обменом генетического материала внутри популяции вследствие перекрестного опыления, сходством условий среды и давления отбора в пределах популяционного ареала.

Обратимся к анализу изменчивости между популяциями одной и той же геоботанической провинции (подпровинции) и к изменчивости групп популяций, занимающих естественноисторически обособленные территории разных геоботанических подразделений.

Табл. 2 показывает, что по 6 признакам из 13 доли влияния популяций несколько выше, чем субпопуляций. По некоторым признакам (3, 5, 6, 12) они достигают довольно больших значений, заметно превосходящих соответствующие доли влияния субпопуляций. Доли влияния геоботанических подразделений (различия между группами популяций), как правило, выше долей влияния популяций — для 9 признаков из 13. Кроме количества промежуточных жилок и частоты листьев с узкими лопастями, по которым влияние геоботанических подразделений недостоверно, лишь два признака — относительная длина вершинки и частота листьев плот-

ТАБЛИЦА 2

Структура изменчивости признаков листа (1—13) дуба черешчатого на Кавказе, %

Изменчивость	Длина листа, см	Ширина листа, см	Относительная длина вершинки листа	Количество пар лопастей	Рассеченность листа	Количество промежуточных жилок	Длина черешка, мм	Частоты деревьев, имеющих листья: с вторичными лопастями	с узкими лопастями	с острой вершинкой	без ушек	плотные	опушенные
Между геоботаническими подразделениями	14.8 ***	12.5 ***	2.4 ***	25.5 ***	28.1 ***	0.0	76.4 ***	20.7 ***	0.0	12.8 ***	23.0 ***	5.9 **	47.7 **
Между популяциями	2.8 ***	2.4 ***	5.4 ***	2.4 ***	8.6 ***	18.7 ***	0.5 *	0.0	2.5 ***	3.2 ***	1.9 ***	5.9 ***	0.0
Между субпопуляциями	2.5 ***	6.7 ***	0.0	2.3 ***	2.0	2.9 ***	1.7 ***	2.6 ***	3.4 ***	3.2 ***	2.7 ***	3.4 ***	2.0 ***
Внутри субпопуляции	33.7 ***	27.3 ***	30.8 ***	27.9 ***	61.3	78.4	21.4	76.7	94.1	80.8	72.4	84.8	50.3
В кроне дерева	46.2	51.1	61.4	41.9	—	—	—	—	—	—	—	—	—

* $P < 0.05$. ** $P < 0.01$. *** $P < 0.001$.

ной консистенции — имеют относительно невысокие доли влияния геоботанических подразделений, сравнимые с влиянием межпопуляционных различий. По остальным же признакам доли влияния геоботанических подразделений намного превосходят влияние популяций и составляют от 12.5 до 76.4%, причем по длине черешка различия между группами популяций в геоботанических провинциях (подпровинциях) превосходят даже различия между деревьями.

Высокие доли влияния геоботанических подразделений подтверждают результаты проведенного выше качественного рассмотрения средних значений и частот признаков (табл. 1) и свидетельствуют о том, что популяции в пределах геоботанических подразделений близки между собой и характеризуются сходным морфологическим обликом. Следует подчеркнуть, что результаты рассмотрения средних значений и иерархического дисперсионного анализа вскрывают лишь основные тенденции в структуре изменчивости признаков листа дуба черешчатого. Очевидно, разные признаки по-разному отражают различия между деревьями и между популяциями. Важно выяснить, каковы различия по комплексу признаков. Фракционность сбора материала в виде отдельных субвыборок (субпопуляций) в пределах каждой популяции позволяет поставить задачу о характере внутрипопуляционной гетерогенности одновременно по комплексу признаков и причинах этой гетерогенности. Для решения этой задачи проводили автоматическую классификацию субпопуляций. Результаты этой процедуры приведены в табл. 3.

ТАБЛИЦА 3

Результаты автоматической классификации субпопуляций (точка с запятой отделяет субпопуляции, принадлежащие разным совокупностям)

Группы популяций	Популяции	Субпопуляции
А	Горный I	1—2
	Джубга	3—4
	Новороссийск	70—72
	Убинская	18—19
	Кутаиси	53—66
	Шамхор	81—84
Б	Анапа	68; 69
	Майкоп	5—6; 7
	Курджипс	8—9; 10—12
	Минеральные Воды	34; 35—37
	Каменномостская	16; 17
	Теберда	20—22; 23—24; 25—26
	Джемагат	31; 32; 33
В	Тульская	13—14; 15
	Муху	27; 28—30
	Сулак	38; 39; 40
	Самур	41; 42; 43
	Белиджи	44—48, 50—51; 49; 52
	Кировабад	73; 74—75; 77—80; 76

Все популяции можно разделить на 3 группы. К первой (группа А) относятся популяции, оказавшиеся однородными. В каждой из них расстояние между любыми соседними субпопуляциями меньше некоторого минимального расстояния, которое принято в качестве «шага» классификации, поэтому субпопуляции в пределах каждой популяции выступают как единая совокупность. В остальных случаях (группы Б и В) такой полной однородности нет. Для популяций группы Б наблюдаемая неоднородность, очевидно, связана со структурированностью территории. В популяции Анапа субпопуляции 68 и 69 взяты на расстоянии в несколько километров друг от друга. В популяции Майкоп субпопуляции 5—6 и 7 взяты по разные стороны ущелья. Субпопуляции 8—9 в Курджипсе

расположены на надпойменной террасе правого берега реки, 10—12 — на левом берегу. В Минеральных Водах субпопуляция 34 расположена на горе Бештау, а субпопуляции 35—37 — на горе Змейка. Субпопуляции 16 и 17 в Каменномостской расположены у подножия хребта и в верхней части склона и изолированы по средней части склона буково-грабовыми древостоями. Субпопуляции 20—22 в Теберде расположены на конусе выноса балки правого берега р. Теберды, субпопуляции 23—26 — в долине реки, при этом древостои дуба занимают повышения рельефа. Субвыборки 31, 32 и 33 взяты в лесном массиве, который тянется над поймой р. Джемагат.

Для популяций группы В мы не можем привести никаких данных о причинах их гетерогенности. Обратим лишь внимание на то, что в популяциях Тульская, Муху, Сулак и Самур субпопуляции объединяются в отдельные совокупности последовательно по маршрутному ходу — и в этом отношении они сходны с популяциями группы Б. Быть может, мы просто не видим структурированности территории и естественноисторических границ, которые отделяют одну совокупность субпопуляций от другой.

Таким образом, результаты автоматической классификации показывают явно не случайную дифференциацию субпопуляций и свидетельствуют о важной роли естественноисторических факторов в формировании популяционной структуры дуба черешчатого.

Для оценки пространственной структуры дуба черешчатого использовался метод главных компонент. Результаты анализа приведены в виде схем размещения субпопуляций в плоскости первой и второй (рис. 2), первой и третьей главных компонент (рис. 3). Первая главная компонента (абсцисса на рис. 2, 3) отображает 33.4% общей дисперсии, вторая (ордината на рис. 2) — 24.2%, третья (ордината на рис. 3) — 18.0%. Можно видеть, что на схемах выделяются шесть обособленных непересекающихся (в трехмерном пространстве) групп точек (*A—F*).

Группа *A* включает субпопуляции Кубанской провинции (*5—19*) и часть субпопуляций Крымско-Новороссийской провинции (*1—4*), объединяя дубы мезофильного облика с неопушенными листьями. Популяции этих дубов были выбраны Красильниковым (1962) и Меницким (1971) в качестве эталона для сравнения с популяциями других регионов. Они считали дубы Западного Предкавказья близкими дубам Русской равнины и объединяли их под названием северного подвида.

Группа *B*, объединяющая субпопуляции долины р. Теберды и ее притоков из Эльбрусской подпровинции (*20—33*), резко отличается от других групп относительно малыми размерами листа, большой рассеченностью и частотой плотных листьев, малым числом лопастей. Эти признаки придают тебердинским популяциям своеобразный морфологический облик, на основании которого Д. И. Сосновский (1944) выделил *Q. medwediewii* Sosn.

Группа *C* объединяет субпопуляции Восточного Предкавказья, включающего Эльбрусскую (Минеральные Воды, субпопуляции *34—37*) и Дагестанскую (*38—52*) подпровинции. Популяции дуба черешчатого этой группы характеризуются хорошо развитыми признаками ксероморфного строения листьев, но совершенно не опушены. Меницкий (1971) относит их, по крайней мере популяции Дагестана, к южному подвиду дуба черешчатого, точнее — к ssp. *pedunculiflora*.

Группа *D* представлена популяциями Колхидской провинции (*53—66*). Они отнесены Меницким (1971) к имеретинскому подвиду дуба черешчатого. Ранее Steven (1857), Ю. Н. Воронов (1930) и В. П. Малеев (1935, 1936) рассматривали их как самостоятельный вид *Q. imeretina* Stev. В нашем материале, в согласии с перечисленными исследователями, обособленность колхидской группы популяций несомненна: она характеризуется слаборассеченными узкими листьями на относительно коротких черешках.

Рис. 2. Размещение субпопуляций дуба черешчатого в плоскости первой и второй главных компонент.

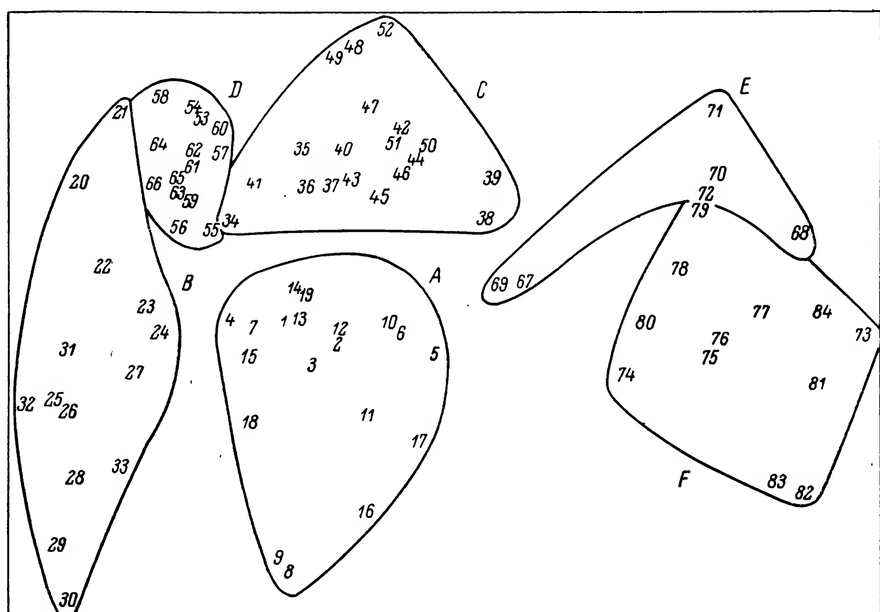


Рис. 3. Размещение субпопуляций дуба черешчатого в плоскости первой и третьей главных компонент.

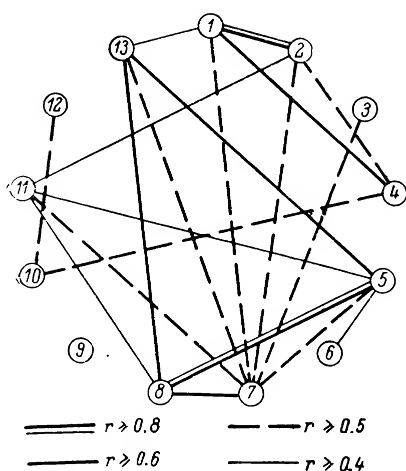


Рис. 4. Корреляционная структура признаков листьев дуба черешчатого.

Здесь и на рис. 5 *цифрами* обозначены признаки в соответствии с табл. 1, 2.

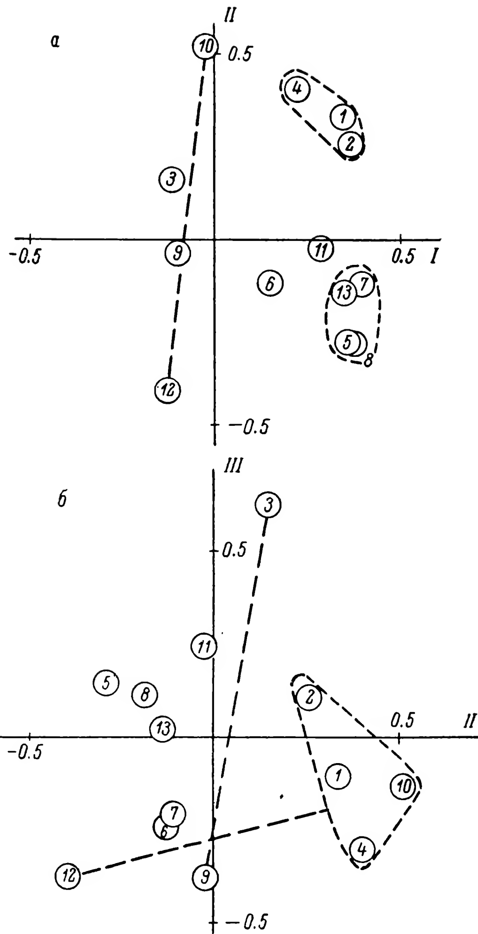


Рис. 5. Факторная структура признаков листьев.

а — по факторам *I* и *II*, *б* — по факторам *II* и *III*.

Группа *E* объединяет субпопуляции из Крымско-Новороссийской провинции (*67—72*), характеризующиеся опушенными (с частотой до 80%) листьями на относительно коротких черешках.

Группа *F* представлена субпопуляциями из Восточного Закавказья (*73—84*), где был описан дуб длинноножковый *Q. longipes* Stev., и отличается длинными черешками лишенных ушек плотных листьев. Опушение развито лишь у 30% экземпляров.

Таким образом, анализ главных компонет изменчивости подтверждает и уточняет результаты рассмотрения средних значений признаков (табл. 1) и материалы дисперсионного анализа (табл. 2) и показывает, что дуб черешчатый на Кавказе дифференцирован на группы популяций, каждая из которых имеет своеобразный морфологический облик. Эти группы локализованы в естественноисторических регионах — геоботанических провинциях и подпровинциях. Для того чтобы понять смысл дифференциации дуба черешчатого на группы популяций, были использованы методы анализа корреляционной и факторной структуры признаков.

На рис. 4 приведены результаты анализа матрицы коэффициентов парной корреляции признаков по методике П. В. Терентьева (1960). По характеру корреляций выделяются две группы признаков. Первая группа включает плеяду признаков размера: длину листа (*1*), ширину листа (*2*), количество лопастей (*4*). Вторая группа включает плеяду признаков, определяющих ксероморфный облик листьев: рассеченность пластинки (*5*), длину черешка (*7*), наличие вторичных лопастей (*8*) и опушения (*13*).

Факторную структуру признаков можно выявить путем графической интерпретации матрицы собственных векторов, полученной в результате

реализации программы метода главных компонент. При этом каждая компонента рассматривается как некий обобщенный фактор и собственные векторы — как «факторные нагрузки», которые служат координатами точек, изображающих признаки в факторном пространстве; другими словами, изучаются корреляции исходных признаков с новыми интегральными признаками — факторами.

На рис. 5, *а* показано положение признаков в плоскости, образованной факторами *I* и *II*. Основную нагрузку на фактор *I* дают признаки *5*, *7*, *8*, *13* плеяды, определяющие ксероморфное строение листьев; несколько меньшее влияние оказывают признаки *1*, *2*, *4* плеяды размера, а также признак *11* (листья без ушек). Взаимное проявление этих признаков можно назвать фактором ксероморфного строения листьев.

Фактор *II* положительно связан с плеядой размера листьев (рис. 5, *а*, *б*) и наиболее существенно — с парой признаков *10*, *12*. Плеяда признаков, определяющая ксероморфный облик листьев, отрицательно коррелирует с фактором *II*. Совокупное проявление этих признаков можно условно назвать фактором роста.

Фактор *III* положительно связан с относительной длиной вершинки (*3*) и отрицательно — с признаками *9* (узкие лопасти), *12* и *4* (рис. 5, *б*). Совокупное проявление этих признаков отражает ход морфогенеза от ювенильных до морфологически законченных листьев, поэтому фактор *III* можно назвать фактором морфогенетической дифференцировки.

Изменчивость исходных признаков, определяющих выделенные факторы, тесно связана с климатическими условиями произрастания популяций. Анализ связи признаков с элементами климата («Справочник по климату СССР», 1967) с помощью коэффициентов ранговой корреляции Спирмена показал, что связанные с фактором *I* признаки *5*, *8* отрицательно коррелируют с количеством осадков ($r_5 = -0.54$, $r_8 = -0.49$), а признак *11* — положительно со среднегодовой температурой воздуха ($r_{11} = 0.72$). Признаки *1*, *2*, *10*, связанные с фактором *II*, коррелируют со среднегодовой температурой воздуха ($r_1 = 0.43$; $r_2 = 0.63$; $r_{10} = 0.68$). Признаки, определяющие фактор *III*, не обнаруживают достоверной связи с элементами климата.

Таким образом, фактор ксероморфного строения листьев проявляется в градиенте уменьшения количества осадков и увеличения среднегодовой температуры воздуха; фактор роста — в градиенте термических условий, что свидетельствует об адаптивном характере этих признаков и заставляет полагать, что дифференциация дуба черешчатого на Кавказе на группы популяций осуществляется благодаря морфогенетическим перестройкам под влиянием эколого-географических условий произрастания.

Полученные результаты позволяют сделать ряд важных выводов о популяционной структуре дуба черешчатого на Кавказе и принципах дифференциации его популяций.

Разными методами анализа выявлена сложная структура изменчивости этого вида. Ее основу составляет паратипическая изменчивость листьев в кроне, которую удалось учесть благодаря измерениям нескольких листьев с одного дерева, и изменчивость близко расположенных деревьев. Вычитая эти компоненты из общей изменчивости, мы полагаем, что доли влияния факторов более высоких уровней изменчивости имеют эколого-генетическую природу.

Фракционность сбора материала в виде небольших субвыборок — субпопуляций — позволила выяснить характер внутрипопуляционной гетерогенности. Применение автоматического таксономического анализа показало, что субпопуляции объединяются в отдельные совокупности, характеризующиеся общим морфологическим обликом. Ареалы этих совокупностей определяются естественноисторическими границами. Ими в анализированных случаях могут быть границы участка дуба с изолирующими древостоями бука и граба; границы конуса выноса, на котором произрастает дубрава; пойма реки; границы территориально разобщенных дубрав.

В свою очередь группы популяций занимают в большинстве случаев естественноисторически сложившиеся регионы — геоботанические провинции и подпровинции. Выделено шесть групп популяций, многие из которых ранее были описаны как самостоятельные виды. В основе их дифференциации лежат факторы морфогенеза листьев; главные из них связаны с особенностями климата.

Таким образом, дуб черешчатый на Кавказе представляет собой сложноструктурированную систему групп популяций, эволюционные отношения между которыми лежат в разных плоскостях, что создает картину многомерного политипического вида. Очевидно, его дифференциация осуществляется благодаря локальным (на уровне популяций) и общим (на уровне групп популяций) адаптациям по схеме микроэволюционного процесса, модель которого предложил J. Clausen (1965, 1967). Выделенные группы популяций имеют поэтому ранг эколого-географических рас; в пределах их ареалов — геоботанических провинций и подпровинций — осуществляются общие адаптации популяций и возникают эколого-генетические общности.

К каким таксонам в рамках разработанной внутривидовой систематики дуба черешчатого (Красильников, 1962; Меницкий, 1971) следует отнести выделенные группы популяций? Их уникальность является серьезным препятствием на этом пути: разделение шести групп популяций, более или менее одинаково отличающихся друг от друга, на два подвида — северный и южный — выглядит по меньшей мере искусственно; очевидно отсутствие изоморфности системы внутривидовых таксонов реальной дифференцировке дуба черешчатого на группы популяций. Необходимо поэтому совершенствование внутривидовой систематики этого вида.

ЛИТЕРАТУРА

Айвазян С. А., Бажаева З. И., Староверов О. В. (1974). Классификация многомерных наблюдений. М., Статистика. — Андерсон Т. (1963). Введение в многомерный статистический анализ. М., Физматгиз. — Андреев В. Н. (1957). Деревья и кустарники Молдавии, 1. М., Изд. АН СССР. — Воронов Ю. Н. (1930). Краткий обзор закавказских дубов в связи с проблемой пробки. Ежегодник экзотлеса, 1. — Геоботаническое районирование СССР. (1947). М.; Л., Изд. АН СССР. — Гвоздецкий Н. А. (1954). Физическая география Кавказа, 1. М., Изд. МГУ. — Глотов Н. В., Семериков Л. Ф. (1978). Изменчивость дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) в Дагестане. В кн.: Проблемы эволюционной и популяционной генетики. Махачкала, Даг. фил. АН СССР. — Гроссгейм А. А. (1945). Флора Кавказа, 3. Баку, Изд. АН АзССР. — Красильников Д. И. (1962). Изменчивость дубов Западного Кавказа и ее значение в таксономии. Автореф. докт. дис., Л. — Малеев В. П. (1935). Обзор дубов Кавказа в их систематических и географических отношениях и в связи с эволюцией группы *Robur*. Бот. ж., 20, 2—3. — Малеев В. П. (1936). Род *Robur*. В кн.: Флора СССР, 5. М.; Л., Изд. АН СССР. — Медведев Я. С. (1908). Дубы Кавказа. Вестн. Тифлис. бот. сада, 2. — Медведев Я. С. (1919). Деревья и кустарники Кавказа, 3. Тифлис, Изд. Тифлис. бот. сада. — Меницкий Ю. Л. (1971). Дубы Кавказа. Л., Наука. — Окунь Я. (1974). Факторный анализ. М., Статистика. — Рао Р. (1968). Линейные статистические методы и их применение. М., Мир. — Семериков Л. Ф., Казанцев В. С. (1979). Популяционная структура дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) в Поволжье и Предуралье. Экология, 2. — Сосновский Д. И. (1940). Критические заметки по дубам Кавказа. Зап. по систем. и геогр. высших растений, 9. Груз. фил. АН СССР. — Сосновский Д. И. (1944). Оригиналы и аутентики представителей флоры Кавказа. 1. Аутентики музея Грузии — род *Quercus*. Изв. Гос. музея Грузии, 12. — Справочник по климату СССР. (1967). Л., Гидрометеоиздат. — Терентьев П. В. (1960). Дальнейшее развитие метода корреляционных плеяд. В кн.: Применение математических методов в биологии. Л., Изд. ЛГУ. — Тягунов Л. И., Шевелева Л. И. (1974). Алгоритм таксономии в метрике Хемминга. В кн.: Алгоритмы оптимизации. Свердловск, Изд. УНЦ АН СССР. — Харман Г. (1972). Современный факторный анализ. М., Статистика. — Ascherson P., Graebner P. (1908—1913). Synopsis der Mitteleuropäischen Flora, 4. — Camus A. (1938—1939). Monographie du genre *Quercus*. Texte 2. Paris. — Clausen J. (1965). Experimental taxonomy. Synthesis. Genetics today, 3. — Clausen J. (1967). Biosystematic consequenses of ecotypic and chromosomal differentiation. Taxon, 16, 4. — Koch C. (1849). Beiträge zu einer Flora des Orientes. Linnaea, 22. — Schwarz O. (1937).

Monographie der Eichen Europas und Mittelmeergebietes. Textband. Fedde's Repert., Sonderbeih. D, 5. — S c h w a r z O. (1964). *Quercus*. Flora Europaea, 1. — S t e v e n Ch. (1857). Verzeichniss der auf der Taurischen Halbinsel wildwachsenden Pflanzen. Bul. Soc. Nat. Mosc., 30.

Ленинградский государственный университет,
Институт экологии растений и животных
УНЦ АН СССР,
Институт математики и механики УНЦ АН СССР,
Свердловск,
Всесоюзный научно-исследовательский институт
агролесомелиорации,
Волгоград.

Получено 29 X 1979.

SUMMARY

Consideration is given to the variable structural system and the distribution of *Quercus robur* populational structures in the Caucasian part of its area. The role of natural and historical factors in the formation of the populational structure of this species is shown. Populational groups are established within ecological-geographical races, which occupy historically and naturally formed territories — geobotanical provinces and subprovinces.

УДК 582.931 (47+57)

Е. В. Николаев

РОД *FRAXINUS (OLEACEAE)* ВО ФЛОРЕ СССР

E. V. NIKOLAEV. THE GENUS *FRAXINUS* (*OLEACEAE*) IN THE FLORA OF THE USSR

На основании анализа типов, хранящихся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (*Fraxinus coriariifolia*, *F. mandshurica*, *F. potamophylla*, *F. raibocarpa*), а также типов, полученных из-за границы (*F. angustifolia*, *F. oxycarpa*, *F. pallisae*, *F. sogdiana*, *F. syriaca*, *F. rhynchophylla*), критически пересмотрены все виды рода *Fraxinus*, дико произрастающие на территории СССР, а также виды, интродуцированные и перспективные для интродукции. Даны ключи для определения всех рассматриваемых в работе видовых и надвидовых таксонов. В секции *Fraxinus* (=Sect. *Bumelioides*) описаны две новые подсекции: Subsect. *Paniculatae* и Subsect. *Racemosae*; приведены две новые комбинации: Subsect. *Melioides* и Sect. *Dipetalae*. *F. cuspidata*, относимый всеми систематиками к подроду *Ornus*, переводится в подрод *Fraxinus* (Sect. *Dipetalae*). Приводятся ареалы видов, аборигенных для флоры СССР. Впервые публикуются фотографии типов: *F. angustifolia*, *F. oxycarpa*, *F. pallisae*, *F. rhynchophylla*, *F. raibocarpa*.

Род Ясень — *Fraxinus* L. 1753, Sp. Pl : 1057; idem, 1754, Gn. Pl., ed. 5 : 477

Соцветия рацемозные, различные по строению и положению на годичном побеге: метельчатые фрондозно-брактеозные, формирующиеся в верхушечной почке годичного побега; метельчатые и кистевидные фрондозно-брактеозные и брактеозные, формирующиеся в боковых (пазушных) почках годичного побега. Цветки полигамные и однополые: чашечка маленькая, колокольчатая или плюсковидная, четырехзубчатая или неправильно рассеченная, вообще отсутствует; лепестков обычно 4, реже 2 или 6, почти свободных, редко сросшихся у основания в трубку, вообще отсутствуют; тычинок 2, редко 3 или 4, на длинных или коротких тычиночных нитях, подпестичные или сросшиеся с основаниями лепестков, пыльники овально-сердцевидные или продолговатые, двукамерные, продольно раскрывающиеся; завязь верхняя, двухгнездная, из 2, редко 3 или 4 сросшихся плодолистиков, в каждом гнезде по 2 висячих семяпочки, столбик короткий или длинный, с рассеченным надвое рыльцем. Плод — односемянная крылатка, с чашечкой или без нее. Семя овально-продолговатое, сплюснутое или круглое в поперечном сечении, покрытое тонкой семенной кожурой, с двусемядольным зародышем. Первые после семядолей листья проростков простые.

Листопадные деревья и кустарники с моноподиальным (при боковом положении соцветий на годичном побеге) или ложнодихотомическим (при верхушечном положении соцветий на годичном побеге) ветвлением, двудомные или однодомные. Однолетние ветки в поперечном сечении круглые, реже более или менее четырехгранные, с беловатыми округлыми чечевичками. Почки супротивные или по 3 в мутовке, коричневые, серые или черные. Верхушечные почки больше боковых, с 2—4 парами чешуй, внутренние пары чешуй во время распускания почек удлиняются, наружные часто с листообразными остриями на верхушках. Листья черешчатые,

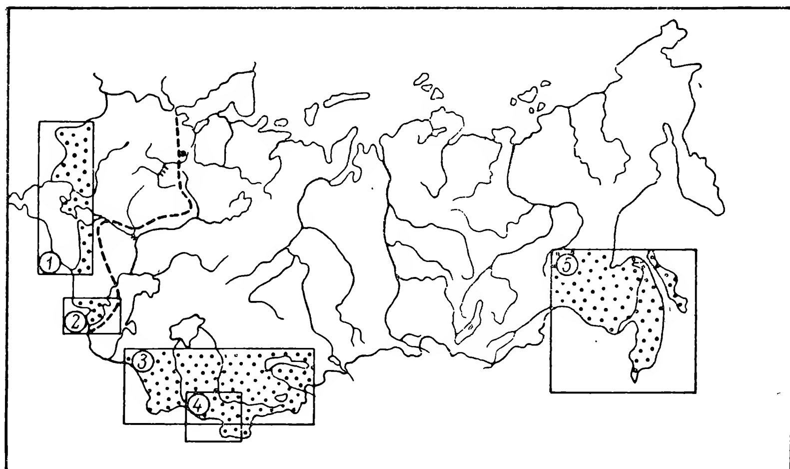


Рис. 1. Схематическая карта территории СССР с районами обитания видов рода *Fraxinus*.

Штриховой линией показана северо-восточная граница ареала *F. excelsior* ssp. *excelsior*; *1* — район обитания *F. angustifolia* ssp. *angustifolia*, *F. angustifolia* ssp. *pannonica*, *F. pallisae*, *F. ornus* (ареалы этих видов на рис. 6); *2* — район обитания *F. excelsior* ssp. *coriariifolia* (точечный ареал — на рис. 2); *3* — район обитания *F. syriaca*, *F. sogdiana* (ареалы — на рис. 8); *4* — район обитания *F. raibocarpa* (точечный ареал — на рис. 10); *5* — район обитания *F. mandshurica*, *F. rhynchophylla* (точечные ареалы — на рис. 3).

непарноперистые, редко редуцированные до одного конечного листочка, без прилистников. Листочки в числе до 7 пар, сидячие или на черешочках, в различной степени опушенные, верхушечный листочек, как правило, на черешочке, по краю обычно пильчатый, в почке сложенный.

Лектотип: *Fraxinus excelsior* L.

Около 65 видов, распространенных в умеренной, субтропической и тропической зонах северного полушария, а также на о. Ява. Во флоре СССР — 9 видов (рис. 1), в Европе — 4.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ НАДВИДОВЫХ ТАКСОНОВ РОДА *FRAXINUS*

А. Соцветие боковое . . . . Subgenus 2. *Fraxinus*.
- а. Цветки без околоцветника . . . Sectio 1. *Fraxinus*.
  - 1. Соцветие — метелка . . . . Subsectio 1. *Paniculatae* E. Nikolaev.
  - 2. Соцветие — кисть . . . . Subsectio 2. *Racemosae* E. Nikolaev.
- б. Цветки с чашечкой, без венчика Sectio 2. *Melioides* (Endl.) V. Vassil.
  - 1. Ось листа не крылатая . . Subsectio 3. *Melioides* (Endl.) E. Nikolaev.
  - 2. Ось листа крылатая . . . Subsectio 4. *Sciadanthus* (Coss. et Dur.) Lingelsh.
- в. Цветки с чашечкой и венчиком . .Sectio 3. *Dipetalae* (Lingeshl.) E. Nikolaev.

Б. Соцветие верхушечное . . . . . Subgenus 2. *Ornus* (Boehm.) Peterm.
- а. Цветки с чашечкой и венчиком Sectio 4. *Ornus* DC.
- б. Цветки с чашечкой, без венчика Sectio 5. *Ornaster* (Koehne et Lingelsh.) V. Vassil.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА *FRAXINUS* L., ЕСТЕСТВЕННО ПРОИЗРАСТАЮЩИХ НА ТЕРРИТОРИИ СССР (ПОМЕЧЕНЫ ЗВЕЗДОЧКОЙ) И ИНТРОДУЦИРОВАННЫХ ИЛИ ПЕРСПЕКТИВНЫХ ДЛЯ ИНТРОДУКЦИИ

1. Метельчатые и кистевидные фрондозно-брактеозные и брактеозные соцветия образуются только (!) из боковых (пазушных) почек годичного побега. Верхушечная почка всегда образует только вегетативный побег . . . . 2.
+ Метельчатые фрондозно-брактеозные соцветия образуются только (!) из верхушечной почки годичного побега. Боковые (пазушные) почки всегда образуют только вегетативные побеги . . . . 21.
2. Цветки с чашечкой и венчиком, соцветия фрондозные или брактеозные . . . . 3.
+ Цветки без венчика, соцветия эбрактеозные или с опадающими бractеями . . . . 4.
3. Венчик из 4 лепестков, сросшихся до половины в трубку, соцветия фрондозно-брактеозные . . . . 20. *F. cuspidata*.
+ Венчик из 2 лепестков, свободных до самого основания, соцветие брактеозное . . . . 19. *F. dipetala*.
4 (2). Цветки и плоды с чашечкой . . . . 5.
+ Цветки без околоцветника (исключением являются *F. quadrangulata* и *F. nigra*, у которых иногда наблюдается крошечная опадающая чашечка) . . . . 14.
5. Ось листа крылатая . . . . 6.
+ Ось листа не крылатая . . . . 7.
6. Соцветие малоцветковое, плод маленький. Растение ксерофитных областей Центральной Америки . . . . 18. *F. greggii*.
+ Соцветие многоцветковое, плод большой. Растение районов Южного Средиземноморья и Центральной Азии . . . . 17. *F. zanthoxyloides*.
7 (5). Плод с плоским в поперечном сечении семенем и широким крылом; растения полигамные . . . . 8.
+ Плод с круглым в поперечном сечении семенем и узким крылом; растения разнополые . . . . 9.
8. Однолетние ветки в поперечном сечении квадратные, листочков, как правило, 1, редко 3—5 . . . . 15. *F. anomala*.
+ Однолетние ветки в поперечном сечении круглые, листочков 5—9 . . . . 16. *F. platypoda*.
9 (7). Листочки с нижней стороны с сосочками . . . . 10.
+ Листочки с нижней стороны без сосочков . . . . 11.
10. Однолетние ветки всегда голые . . . . 9. *F. americana*.
+ Однолетние ветки всегда опушены . . . . . . 10. *F. biltmoreana*.
11 (9). Листочки, как правило, на хорошо выраженных черешочках, крыло плода спускается до середины семени . . . . 12.
+ Листочки всегда сидячие, крыло плода спускается до самого основания семени . . . . 14. *F. latifolia*.
12. 3—4 пары листочков, длина листа 20—45 см . . . . 13.
+ 2 пары листочков, длина листа 10—15 см . . . . . 13. *F. velutina*.
13. Листочки длиной до 10 см и шириной до 4 см . . 11. *F. pennsylvanica*.
+ Листочки длиной более 10 см и шириной более 4 см . . . . 12. *F. tomentosa*.
14 (4). Однолетние ветки круглые . . . . 15.
+ Однолетние ветки четырехгранные . . . . . . 4. *F. quadrangulata*.
15. Соцветие — метелка, почки черные . . . . 16.
+ Соцветие — кисть, почки коричневые . . . . 18.
16. 4 пары листочков, ось листа в узлах покрыта густым коричневым опушением, похожим на войлок . . . . 17.

+ 5 пар листочков, ось листа в узлах ромбовидно расщеплена и незначительно опушена . . . . 1. **F. excelsior*.
17. Первая пара боковых почек заметно отодвинута от верхушечной почки, листочки сидячие, с округлым основанием, однолетние ветки круглые . . . . 3. *F. nigra*.
+ Первая пара боковых почек расположена у самого основания верхушечной почки, листочки с ширококлиновидным основанием, часто на коротком черешочке, однолетние ветки тупочетырехгранные . . . . 2. **F. mandshurica*.
18 (15). Листочки сидячие или почти сидячие . . . . 19.
+ Листочки на черешочках длиной 4—15 мм . . . . 8. **F. sogdiana*.
19. Однолетние ветки, черешок и ось листа, листочки голые, иногда опушена центральная жилка при основании листочка . . . . . . 20.
+ Однолетние ветки, черешок и ось листа, листочки густо опушены . . . . 6. **F. pallisae*.
20. 1—2 (3) пары листочков зубчатых только в верхней половине; небольшое дерево или кустарник . . . . 7. **F. syriaca*.
+ (2) 3—5 пар листочков зубчатых до нижней четверти; небольшие деревья или деревья первой величины . . . . 5. **F. angustifolia*.
21 (1). Цветки с чашечкой и венчиком . . . . 22.
+ Цветки с чашечкой без венчика . . . . 27.
22. Листочки сидячие или почти сидячие . . . . 23.
+ Листочки на заметных черешочках или на черешочковидносжатых основаниях . . . . 25.
23. Верхушечные почки маленькие с прилегающими наружными чешуями . . . . 24.
+ Верхушечные почки большие с оттопыренными в форме воротничков наружными чешуями . . . . 24. *F. paxiana*.
24. Верхушечные почки коричневые с 2 парами чешуй . . . . 25. *F. lanuginosa*.
+ Верхушечные почки серые с 3—4 парами чешуй . . 26. *F. sieboldiana*.
25 (22). Плод прямой . . . . 26.
+ Плод серповидно изогнут . . . . 22. **F. raibocarpa*.
26. 2 пары листочков длиной 2—4 см, листочки голые . . 23. *F. bungeana*.
+ 3 пары листочков длиной 5—9 см, срединная жилка листочков в нижней части опушена . . . . 21. **F. ornus*.
27 (21). Верхушечные почки коричневые, кудряво опушенные, ось листа в узлах не опушена . . . . 28. *F. longicuspis*.
+ Верхушечные почки серые с коричневым опушением только по краю чешуй, ось листа в узлах, как правило, с коричневым опушением . . . . 27. **F. rhynchophylla*.

Subgenus 1. *Fraxinus*. — Subgen. *Fraxinaster* (DC.) V. Vassil. 1952, Фл. СССР, 18 : 490

Метельчатые и кистевидные фрондозно-брактеозные и брактеозные соцветия образуются только из боковых (пазушных) почек годичного побега. Из верхушечной почки всегда образуется только вегетативный побег, вследствие чего при переходе в репродуктивную фазу онтогенеза происходит смена типов ветвления: со строго моноподиального на моноподиальное с редукцией боковых осей.

Тип: *F. excelsior* L.

Sectio 1. *Fraxinus*. — Sect. *Bumelioides* (Endl.) V. Vassil. 1952, Фл. СССР, 18 : 492.

Цветки без околоцветника. Исключением являются *F. quadrangulata* и *F. nigra*, у которых иногда наблюдается крошечная опадающая чашечка.

Тип: *F. excelsior* L.

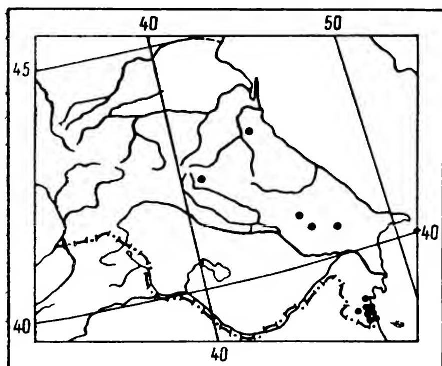


Рис. 2. Ареал *Fraxinus excelsior* ssp. *coriariifolia*.

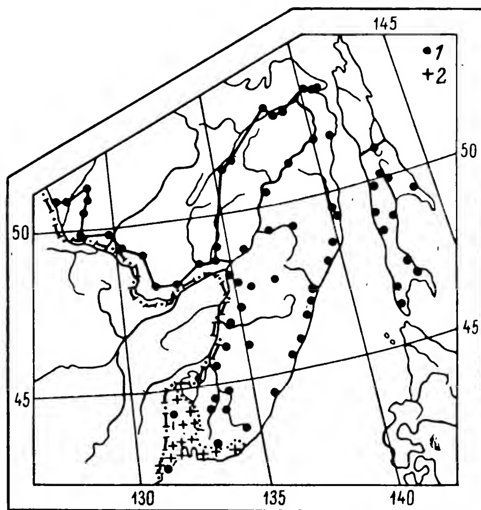


Рис. 3. Ареалы *Fraxinus mandshurica* (*1*), *F. rhynchophylla* (2), по Н. Г. Васильеву (1979).

Subsectio 1. Paniculatae E. Nikolaev, subsect. nov. — Ser. *Excelsiores* V. Vassil. 1952, Фл. СССР, 18 : 492, descr. ross. — Ser. *Coriariifoliae* V. Vassil. 1952, l. c. : 496, descr. ross. p. p. quoad *F. coriariifolia* Scheele. — Ser. *Paniculatae* Kárpáti, 1970, Feddes Repert, 81, 1—5 : 180, descr. lat. sed. sine typo.

Inflorescentiae paniculatae. Flores in inflorescentia et folia in ramis semper opposita. Gemmae nigrae.

Т и п: *F. excelsior* L.

1. *F. excelsior* L. 1753, Sp. Pl. : 1057; В. Васильев, 1952, Фл. СССР, 18 : 495. — Ясень обыкновенный.

Тип: Европа — «Europa saepibus» (BM).

a. Ssp. *excelsior*.

Европейская часть СССР, Кавказ. — Общее распространение: Европа, Малая Азия, Северный Иран. 2n=46.

b. Ssp. *coriariifolia* (Scheele) E. Murray, 1968, in Rechinger fil., Fl. Iran. 52 : 6. — *F. coriariifolia* Scheele, 1843, Linnaea, 17 : 350; В. Васильев, 1952, Фл. СССР, 18 : 496. — *F. excelsior* L. var. *coriariifolia* (Scheele) Boiss. 1879, Fl. Or. 4 : 40. — Ясень сумахолистный.

Черешок и ось листа, листочки густо опушены.

Т и п: Талыш — «In sylvis septentrionalibus montium Talysh versus desertum Muza» (BM).

Талыш (рис. 2). Общее распространение: Северный Иран.

2. *F. mandshurica* Rupr. 1857, Bull. Phys.-Math. Acad. Sci. (Pétersb.) 15 : 371; В. Васильев, 1952, Фл. СССР, 18 : 492. — Ясень маньчжурский.

Т и п : Дальний Восток — «An der Ussuri-Mündung» (LE). Материковая часть Дальнего Востока (северная граница ареала проходит по р. Амур), о. Сахалин (рис. 3). Смешанные леса речных долин. Общее распространение: Китай, Корея, Япония (Хонсю, Хоккайдо). 2n=46.

3. *F. nigra* Marsh. 1785, Arb. Amer. : 51. — Ясень черный.

Тип : Северная Америка (точное место не указано) (P).

Р а с п р о с т р а н е н и е: Северная Америка. 2n=46.

4. *F. quadrangulata* Michx. 1803, Fl. Bor.-Amer. 2 : 255. — Ясень четырехугольный.

Т и п : Северная Америка — «In Kentucky et Tennassée» (P).

Р а с п р о с т р а н е н и е: Северная Америка.

Subsectio 2. Racemosae E. Nikolaev, subsect. nov. — Ser. *Coriariifoliae* V. Vassil. 1952, Фл. СССР, 18 : 496, descr. ross. p. p. quoad *F. pal-*



Рис. 4. Тип *Fraxinus angustifolia* (C).

lisae Wilm. — Ser. *Syriacae* V. Vassil. 1952, l. c. : 498, descr. ross. — Ser. *Angustifoliae* V. Vassil. 1952, l. c. : 502, descr. ross. — Ser. *Racemosae* Kárpáti, 1970, Feddes Repert. 81, 1—5 : 181, descr. lat. sed sine typo.

Inflorescentiae racemosae. Flores in inflorescentia et folia in ramis fertilibus ternatim verticillata. Gemmae brunneae.

Тип: *F. angustifolia* Vahl.

5. *F. angustifolia* Vahl, 1804, Enum. Pl. 1 : 52; В. Васильев, 1952, Фл. СССР, 18 : 500. — Ясень узколистный (рис. 4).

Т и п: Испания — «In Hispania» (C).

a. Ssp. *angustifolia*. — *F. oxycarpa* Willd. 1806, Sp. Pl. 4 : 1100 (рис. 5); В. Васильев, 1952, Флора СССР, 18 : 499. — *F. excelsior* L. ssp. *oxycarpa* (Willd.) Wesmael, 1892, Bull. Soc. Bot. Belg. 31 : 31. — *F. angustifolia* ssp. *oxycarpa* (Willd.) France et Rocha Afonso, 1971, Bot. Journ. Linn. Soc. (London) 64, 4 : 377. — *F. rotundifolia* Mill. ssp. *oxycarpa* (Willd.) Yaltirik, 1976, Türk. Dôgal Oleacae Taks. Sist. Reviz. : 38.

Небольшое дерево.

Юго-западные районы Украины, Южный берег Крыма, Черноморское побережье Кавказа (рис. 6). Нижний пояс гор, на хорошо прогреваемых склонах. Общее распространение: Южная Европа от Атлантического побережья до Балканского полуострова, Малая Азия, Иран, Северная Африка. 2n=46.

b. Ssp. *pannonica* Soó et Simon, 1973, Acta Bot. Acad. Sci. Hung. 18,1—2 : 174; idem. 1960, op. cit. 6, 1—2 : 148, nom. invalid. — *F. pojarkoviana* V. Vassil. 1952, Фл. СССР, 18 : 501, 750. — *F. angustifolia* var. *pojarkoviana* (V. Vassil.) Kárpáti, 1968, Bot. Közl. 55, 1 : 40. — Ясень венгерский.

Дерево первой величины (до 40 м) с прямым, полнодревесным, хорошо очищающимся от сучьев стволом и высоко поднятой ажурной кроной. Осенью листья окрашены в ярко-малиновый цвет.

Т и п: Венгрия — «Mittelungarn: Ocsa» (Herb. Horti Bot. Budapest). Западные и юго-западные районы Украины (поймы Дуная и Днестра), Закарпатье (пойма р. Тисы и ее притоков) (рис. 6). Только (!) в поймах рек, в горы не поднимается. Общее распространение: Средне- и Нижнедунайская низменности.

6. *F. pallisae* Wilmott, 1915, Journ. Linn. Soc. London (Bot.) 43 : 284; В. Васильев, 1952, Фл. СССР, 18 : 497. — Ясень Палиса.

Т и п: Румыния — «Letej, Dobroga, Caraorman» (BM) (рис. 7).

Юго-западная Украина, плавни Дуная (рис. 6). Общее распространение: Румыния, Болгария, Турция (Фракия). 2n=46.

7. *F. syriaca* Boiss. 1849, Diagn. Pl. Nov. Or. ser. 1, 11 : 77; В. Васильев, 1952, Фл. СССР, 18 : 498; Е. Николаев, 1981, Бот. ж., 66, 4 : 526. — *F. persica* Boiss. 1849, l. c. : 78. — *F. oxycarpa* ssp. *syriaca* (Boiss.) Yaltirik, 1971, Ist. Univ. Orman Fak. Dergisi, ser. A, 21, 1 : 148. — *F. rotundifolia* Mill. ssp. *syriaca* (Boiss). Yaltirik, 1976, Türk. Dôgal Oleacae

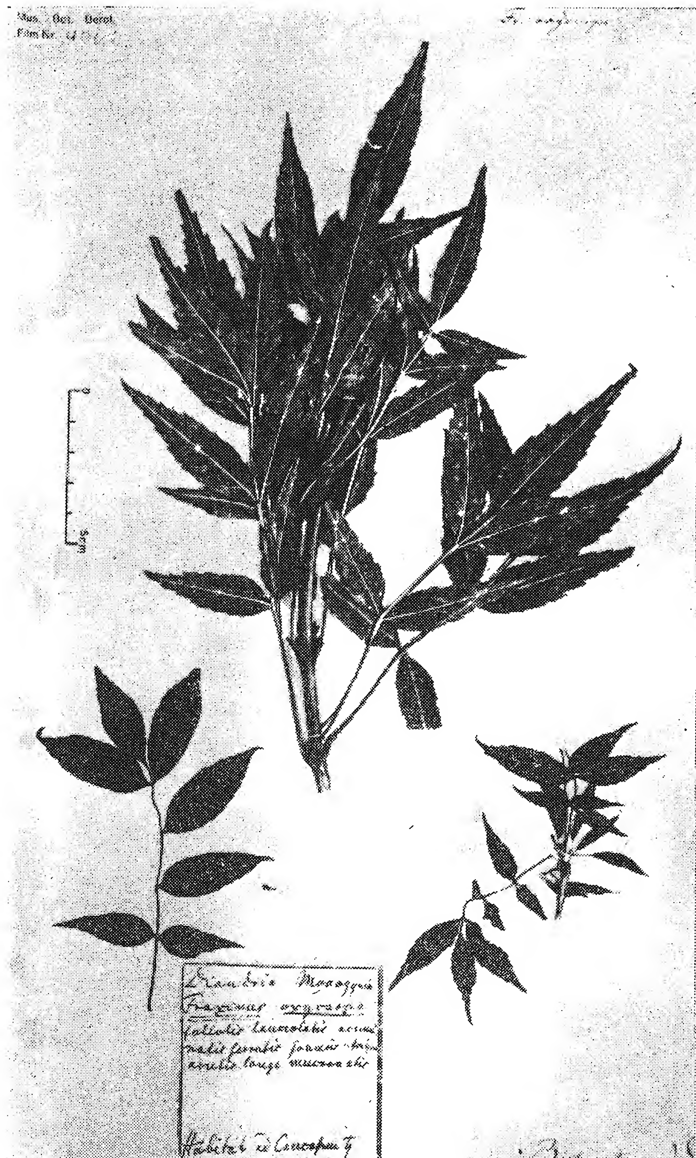


Рис. 5. Тип *Fraxinus oxycarpa* (B).

Taks. Sist. Reviz. : 37. — *F. angustifolia* Vahl ssp. *syriaca* (Boiss.) Yaltirik, 1978, in: P. H. Davis, Fl. Turkey, 6 : 152. — *F. rotundifolia* auct. non Mill. : E. Murray, 1968, in Rechinger fil., Fl. Iran. 52 : 7. — Ясень сирийский.

Тип: Северная Сирия — «In rivum circa Aleppum» (C), фотографию типа см.: Е. Николаев, 1981, цит. соч. : 525, рис. 3.

Средняя Азия: горная Туркмения (Западный и Центральный Копетдаг) (рис. 8). Общее распространение: от Южной Турции и Сирии через Ирак и Иран до Афганистана и Западного Пакистана.

8. *F. sogdiana* Bunge, 1852, Beitr. Kenntn. Fl. Russl. Stepp. Centr.-As. : 214; idem, 1854, Mém. Prés. Acad. Sci. Pétersb. Div. Sav. 7 : 390; В. Васильев, 1952, Фл. СССР, 18 : 502; Е. Николаев, 1981, Бот. ж. 66, 4 : 527. — *F. potamophila* Herd. 1868, Bull. Soc. Nat. Moscou, 41, 1, 1 : 65. — Ясень согдийский.

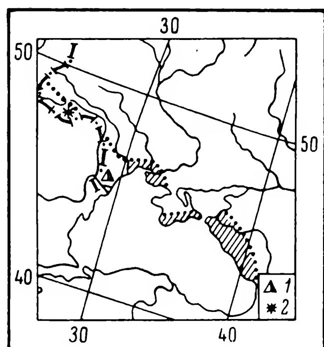


Рис. 6. Ареалы *Fraxinus angustifolia* (точками показана северо-восточная граница ареала этого вида): ssp. *angustifolia* — заштрихованная часть ареала; ssp. *pannonica* — не заштрихованная часть ареала; *F. pallisae* (1), только в плавнях Дуная; *F. ornus* (2), Закарпатская обл., Черная гора в 1 км от пос. Виноградово.

Т и п: Средняя Азия — «An den felsigen Abhängen an der Mündung des Flusses Fon» (P, PRET № 21—80), фотографию типа см.: Е. Николаев, 1981, цит. соч.: 527, рис. 5.

Средняя Азия, Казахстан: южные склоны Джунгарского Алатау, низкогорья бассейна р. Или, хребты Киргизский Алатау, Сырдарьинский Каратау, Таласский Алатау, Пскемский, Чаткальский, Кураминский, Нуратау, бассейн р. Зеравшан, хребты Гиссарский, Вахшский, Хозратишо, Петра Первого. Эндемик. Пойменные леса и склоны гор. 2n=46 (рис. 8).

Sectio. 2. *Melioides* (Endl.) V. Vassil. 1952, Фл. СССР, 18 : 490. — *Fraxinus* b. *Melioides* Endl. 1838, Gen. Pl. : 573.

Цветки с чашечкой, без венчика.

Л е к т о т и п: *F. americana* L.

Subsectio 3. Melioides (Endl.) E. Nikolaev, comb. nov. — *Fraxinus* b. *Melioides* Endl. 1838, Gen. Pl. : 573.

Ось листа не крылатая.

Т и п: *F. americana* L.

9. *F. americana* L. 1753, Sp. Pl. : 1057. — Ясень американский.

Т и п: Северная Америка — «In Carolina, Virginia» (K).

Р а с п р о с т р а н е н и е: Восточные районы Северной Америки. 2n=46, 92.

10. *F. biltmoreana* Beadle, 1898, Coult. Bot. Gaz. 25 : 358. — Ясень балтиморский.

Т и п: Северная Америка — «North Carolina» (Washington).

Р а с п р о с т р а н е н и е: Восточные районы Северной Америки. 2n=46.

11. *F. pennsylvanica* Marsh. 1785, Arb. Amer. : 51. — Ясень пенсильванский.

Т и п: Северная Америка (точное место не указано) (P).

Р а с п р о с т р а н е н и е: Восточные районы Северной Америки. 2n=46.

12. *F. tomentosa* Michx. 1813, Hist. Arb. For. Amer. Sept. 3 : 112, pl. 9. — Ясень войлочный.

Т и п: Северная Америка (точное место не указано) (NY).

Р а с п р о с т р а н е н и е: Восточные районы Северной Америки. 2n=46, 138.

13. *F. velutina* Torrey, 1848, in Emory, Not. Mil. Reconn. Leavenworth to San Diego : 149. — Ясень бархатный.

Т и п: Северная Америка — «In the region between the waters of the Del Norte and the Gila» (NY).

Р а с п р о с т р а н е н и е: Юго-западные районы Северной Америки. 2n=46.

14. *F. latifolia* Benth. 1844, Bot. Voy. Sulphur : 33. — Ясень широколистный.

Т и п: Северная Америка — «San Francisco» (?).

Р а с п р о с т р а н е н и е: Тихоокеанское побережье Северной Америки. 2n=46.

15. *F. anomala* Torrey ex S. Watson, 1871, in King, Rept. U. S. Expl. 40 th. Parall. 5 : 283. — Ясень аномальный.

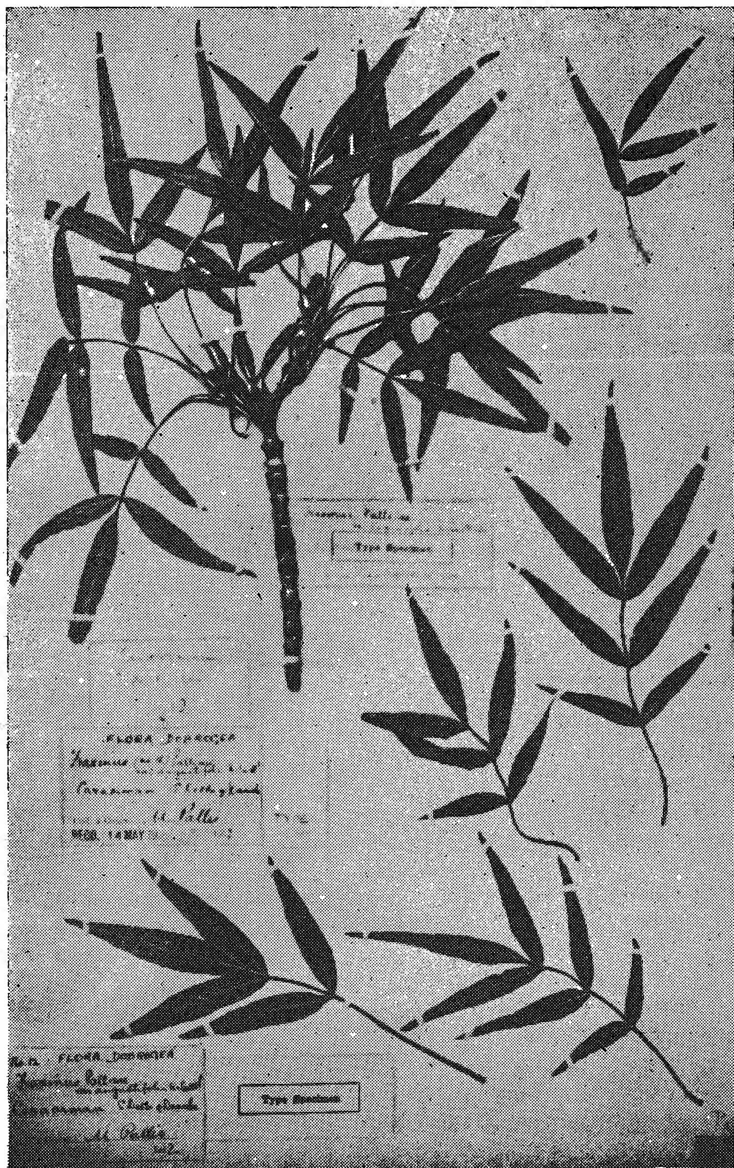


Рис. 7. Тип *Fraxinus pallisae* (BM).

Т и п: Северная Америка (точное место не указано) (Washington).

Р а с п р о с т р а н е н и е: Западные районы Северной Америки. 2n=46.

16. *F. platypoda* Oliver, 1890, in Hooker, Icon. Pl. 20 : pl. 1929. — **Ясень плосконожковый.**

Т и п: Китай — «China, Prov. Hupeh» (K).

Р а с п р о с т р а н е н и е: Япония, Китай.

Subsectio 4. *Sciadanthus* (Coss. et Dur.) Lingelsh. 1907, Bot. Jahrb. 40 : 219. — Sect. *Sciadanthus* Coss. et Dur. 1855, Bull. Soc. Bot. Fr. 2 : 367. — Subsect. *Pauciflorae* Lingelsh. 1907, l. c. : 218.

Ось листа крылатая.

Л е к т о т и п: *F. zanthoxyloides* (G. Don fil.) DC.

17. *F. zanthoxyloides* (G. Donfil.) DC. 1844, Prodr. 8 : 275. — **Ясень цантокиловидный.**

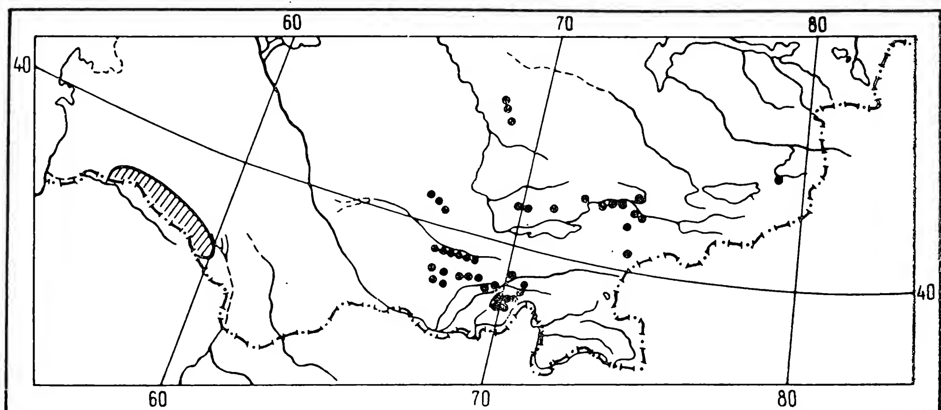


Рис. 8. Ареалы *Fraxinus syriaca* (штриховка) и *F. sogdiana* (точки), по Р. В. Камелину.

Т и п: Индия — «In India orient. ad Sirinaghir» (K).

Р а с п р о с т р а н е н и е: Западные Гималаи, Афганистан, Алжир, Марокко. 2n=46.

18. *F. greggii* A. Gray, 1877, Proc. Amer. Acad. Arts Sci. 12 : 63. — Ясень Грега.

Т и п: Центральная Америка (точное место не указано) (?).

Р а с п р о с т р а н е н и е: Центральная Америка.

Sectio 3. *Dipetalae* (Lingelsh.) E. Nikolaev, comb. nov. — Subsect. *Dipetalae* Lingelsh. 1907, Bot. Jahrb. 40 : 218.

Цветки с чашечкой и венчиком.

Т и п: *F. dipetala* Hook. et Arn.

19. *F. dipetala* Hook. et Arn. 1841, Bot. Beech. Voyage : 362, pl. 87. — Ясень двухлепестный.

Т и п: Калифорния (точное место не указано) (?).

Р а с п р о с т р а н е н и е: Калифорния.

20. *F. cuspidata* Torrey, 1859, in Emory Rep. US. Mex. Bound. Surv. 2, 1 : 166. — Ясень длинноостроконечный.

Т и п: Северная Америка — «Eagle Mountains and Great Canôn of the Rio Grande (Wright n. 1698)» (?).

Р а с п р о с т р а н е н и е: Юго-западные районы Северной Америки.

П р и м е ч а н и е. Метельчатые фрондозно-брактеозные соцветия *F. cuspidata* образуются из боковых (пазушных) почек годичного побега (см. диагноз на с. 26 и рисунок на с. 27, Lingelsheim, 1920), поэтому данный вид переводится нами из подрода *Ornus* (sect. *Ornus*) в подрод *Fraxinus* (sect. *Dipetalae*). Если дальнейшие исследования подтвердят тождество *F. cuspidata* и *F. macropetala*, что отмечает H. Scheller (1977), то можно будет считать доказанным, что во флоре Северной и Центральной Америки нет ни одного представителя подрода *Ornus*.

Subgenus 2. *Ornus* (Boehm.) Peterm. 1848, Deutschl. Fl. : 373. — *Ornus* Boehm. 1760, in Ludwig. Def. Gen. Pl., ed. Boehm. : 476. — *Fraxinus* sect. *Ornus* DC. 1805, in DC. et Lam., Fl. Fr. ed. 3, 3 : 496. — *Fraxinus* subgen. *Ornus* (DC.) V. Vassil. 1952, Фл. СССР, 18 : 487.

Метельчатые фрондозно-брактеозные соцветия образуются только из верхушечной почки годичного побега. Из боковых (пазушных) почек годичного побега всегда образуются только вегетативные побеги, вследствии чего при переходе в репродуктивную фазу онтогенеза происходит смена типов ветвления: со строго моноподиального на ложнодихотомическое.

Т и п: *F. ornus* L.



Рис. 9. Тип *Fraxinus raibocarpa* (LE).

Sectio 4. *Ornus* DC. 1805, in DC. et Lam., Fl. Fr. ed. 3, 3 : 496. — Subsect. *Euornus* Koehne et Lingelsh. 1906, Mitt. Deutsch. Dendrol. Ges. : 66. — Sect. *Euornus* (Koehne et Lingelsh.) V. Vassil. 1952, Фл. СССР, 18 : 488, nom. illegit.

Цветки с чашечкой и венчиком.

Т и п: *F. ornus* L.

21. *F. ornus* L. 1753, Sp. Pl. : 1057; В. Васильев, 1952, Фл. СССР, 18 : 488. — *F. kotschyi* Schneid. 1911, Feddes Repert. 10 : 163. — Ясень белый.

Т и п: Европа — «Europa australis» (BM).

Закарпатье (Черная гора у пос. Виноградово). Общее распространение: Южная Европа, Малая Азия (ксерофитные местообитания на высотах 100—1600 м). 2n=46.

22. *F. raibocarpa* Regel, 1884, Тр. Петерб. бот. сада, 8, 3 : 685; В. Васильев, 1952, Фл. СССР, 18 : 489. — Ясень изогнутоплодный (рис. 9).

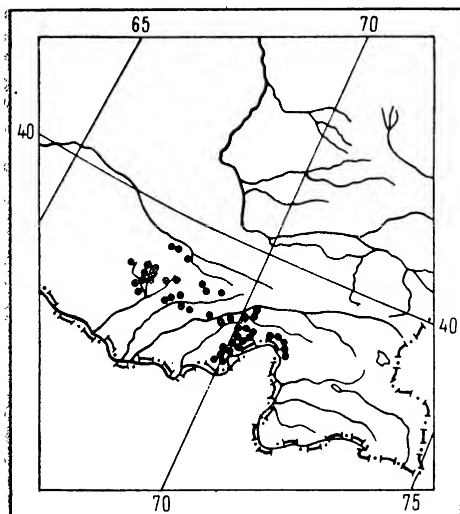


Рис. 10. Ареал *Fraxinus raibocarpa*, по Р. В. Камелину.

Тип: Средняя Азия — «In valle fluvii Sarawschan, Passrut, 6000′ alt.» (LE).

Средняя Азия, Памиро-Алай: хребты Зеравшанский (только бассейн р. Пасрут), Гиссарский (от Яккабага и Кугитанга до Варзоба), Бабатага, Вахшский, Кугитек, Хозратишо, Дарвазский. Эндемик. По долинам рек, в тугаях, группами, редко, 1600—1700 м над ур. м. (рис. 10).

23. *F. bungeana* DC. 1844, Prodr. 8 : 275. — Ясень Бунге.

Тип: Китай — «In Chinae rupestribus praeruptis montium agri Pekinensis» (G).

Распространение: Китай. 2n=46.

24. *F. paxiana* Lingelsh. 1907, Bot. Jahrb. 40 : 213. — *F. sikkimensis* (Lingelsh.) Hand.—Mazz. 1936, Symb. Sin. 7 : 1004 — Ясень Пакса.

Тип: Азия — «Zentralasiatisches Gebiet, Osthimalay (Falconer!) und Hupeh (Henry n. 6803!, Wilson n. 2126!)» (?).

Распространение: Азия.

25. *F. lanuginosa* Koidz. 1926, Bot. Mag. Tokyo, 40 : 342. — Ясень шерстистый.

Тип: Япония (точное место не указано) (L).

Распространение: п-ов Корея, Япония.

26. *F. sieboldiana* Blume, 1850, Mus. Bot. Lugd.-Bat. 1 : 311. — *F. mariesii* Hook. 1883, Curtis's Bot. Mag. 109 : pl. 6678. — Ясень Зибольда.

Тип: Япония — «Toneriko s. Aotoneri Japonensium» (L).

Распространение: Япония, Южная Корея, Центральный Китай.

Sectio 5. *Ornaster* (Koehne et Lingelsh.) V. Vassil. 1952, Фл. СССР, 18 : 489. — Subsect. *Ornaster* Koehne et Lingelsh. 1907, Bot. Jahrb. 40 : 216.

Цветок с чашечкой, без венчика.

Лектотип: *F. rhynchophylla* Hance.

27. *F. rhynchophylla* Hance, 1869, Journ. Bot. (London) 7 : 164; В. Васильев, 1952, Фл. СССР, 18 : 489. — *F. chinensis* Roxb. var. *rhynchophylla* (Hance) Hemsl. 1889, Journ. Linn. Soc. London (Bot.) 26 : 86. — *F. chinensis* auct. non Roxb. : Herder, 1872, Тр. Петерб. бот. сада, 1, 2 : 422. — Ясень носолистный (рис. 11).

Тип: Северный Китай — «In umbrosis montanis Chinae borealis, prope Jehol» (BM).

Юг Приморского края (рис. 3). Общее распространение: Китай, п-ов Корея, Япония. 2n=46, 92, 138.

28. *F. longicuspis* Siebold et Zucc. 1846, Abh. Akad. Wiss. (München) 4, 3 : 169. — Ясень остроконечный.

Тип: Восточная Азия (точное место не указано) (L).

Распространение: Япония, Центральный Китай. 2n=46.



Рис. 11. Тип *Fraxinus rhynchophylla* (BM).

ЛИТЕРАТУРА

Артюшенко З. Т., Федоров Ал. А. (1979). Атлас по описательной морфологии высших растений. Соцветие. Л., Наука. — Васильев В. Н. (1952). Род Ясень — *Fraxinus* L. В кн.: Флора СССР, 18. М.; Л., Изд. АН СССР. — Васильев Н. Г. (1979). Ясеневые и ильмовые леса советского Дальнего Востока. М., Наука. — Николаев Е. В. (1981). Род *Fraxinus* (*Oleaceae*) во флоре Средней Азии и Казахстана. Бот. ж., 66, 4. — Хромосомные числа цветковых растений. (1969). Под ред. Ан. А. Федорова. Л., Наука. — Черепанов С. К. (1973). Свод дополнений и изменений к «Флоре СССР» (тт. I—XXX). Л., Наука. — Kárpáti Z. E. (1970). Eine kritisch—taxonomische Übersicht in der Europa wildwachsenden Eschen—Arten und deren Unterarten. Fed. Rep., 81, 1—5. Berlin. — Lingelsheim A. (1920). *Oleaceae—Oleoideae—Fraxineae*. In: Engler A. Das Pflanzenreich, 72 (IV. 243). Leipzig. — Miller G. N. (1955). The Genus *Fraxinus*, the Ashes, in North America, North of Mexico. Cornell Agr. Exp. Sta. Mem., 335. — Murray E. (1968). *Oleaceae*. In: Rechinger K. H. Flora Iranica, 52. — Scheller H. (1977). Kritische Studien über die kultivierten *Fraxinus*—Arten. Mitt. Deutsch. Dendr. Ges.,

69. — S t a f l e u F. A. (1967). Taxonomic literature. Utrecht, Netherlands. — T a y l o r H. (1945). Cyto-taxonomy and phylogeny of the *Oleaceae*. Brittonia, 5. — W h e l d e n C. M. (1934). Studies in the genus *Fraxinus*. J. Arn. Arb. Harvard Univ., 15.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 20 III 1981.

SUMMARY

All the wild and introduced, or perspective for introduction, species of the genus *Fraxinus* in the USSR are critically revised. Keys for determination of species and supraspecific taxa of the genus, which are considered in the paper, are given. Photographs of the types of *Fraxinus angustifolia*, *F. oxycarpa*, *F. pallisae*, *F. rhynchophylla*, *F. raibocarpa*, as well as the maps of the areas of the species native to the territory of the USSR, are presented.

УДК 581.47 : 582.662

А. А. Бутник

КАРПОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМ. *CHENOPODIACEAE*

A. A. BUTNIK. THE CARPOLOGICAL CHARACTERISTICS OF THE *CHENOPODIACEAE* REPRESENTATIVES

Односемянные лизикарпные плоды многих видов *Chenopodiaceae* при созревании остаются в видоизмененном околоцветнике или прицветничках. Эти части цветка при плоде названы покрывалом (П). По морфологическим и анатомическим признакам выделены 4 группы плодов: без П, с брактеолярным П, перигониальным П и брактеолярно-перигониальным П. Переключение функции защиты зародыша на элементы П коррелирует с редукцией перикарпия и спермодермы. Разнообразие в строении покровов плодов обеспечивает разные способы их расселения и в сочетании с разнообразием строения вегетативных органов определяет высокий уровень адаптации видов к аридным условиям обитания.

Строение перикарпия и спермодермы давно привлекает к себе внимание ботаников как важный систематический признак, помогающий в определении уровня эволюционного развития растений (Тахтаджян, 1948, 1966; Каден, 1961; Смирнова, 1965; Vaugnan, 1968; Меликян, 1973; Roth, 1977). Плоды менее других органов изменяются под влиянием условий внешней среды и в них четче отражается эволюционная связь между разными группами растений; характер развития интегументов в покровы семени следует учитывать при классификации больших таксономических групп (Зажурило 1936; Келлер, 1948; Wunderlich, 1967).

Практическая значимость изучения покровов плодов *Chenopodiaceae* Vent. обусловлена большой ролью, которую играют эти растения в фитомелиорации пустынных пастбищ, так как введение растений в культуру и селекционно-семеноводческие работы должны базироваться на всестороннем знании семенного материала.

Согласно определению А. Имс и Л. Мак-Даниэльс (1935), плод мы понимаем как развитую, зрелую завязь или совокупность завязей с включением во многих случаях в общий комплекс соответственно измененных прилегающих частей цветка.

Упоминание о типе плодов *Chenopodiaceae* встречается в ряде работ. Р. Е. Левина называет плоды маревых верхней лизикарпной семянкой (1961), семянковидным лизикарпием (1967), односемянным лизикарпием (1974). З. Т. Артюшенко и И. Н. Коновалов (1951) определяют плод маревых как семянку, Б. М. Козо-Полянский (1965) — как односемянный орех или семянку, А. Л. Тахтаджян (1966) — как орех, окруженный остающейся чашечкой.

Н. Н. Каден и С. А. Смирнова (1967) первыми подчеркнули отсутствие единства в определении плодов *Chenopodiaceae*, которым приписывались все известные наименования (семянка, орешек, орех, зерновка, ягода), и описали морфологическое строение плодов сорных видов. Они отвергли употребляемые ранее наименования и предложили называть плоды маревых лизикарпным мешочком (utriculus lysicarpus). Этот тип плода они подразделили на 3 подтипа: Chenopodiocarpium, Betocarpium, Borszczo-

wiocarpium, в каждом из которых выделили ряд групп. Подразделение на подтипы основано на положении завязи (верхняя, нижняя), числе плодолистиков (2—4), консистенции плода и характере вскрывания перикарпия.

Признавая необходимость пересмотра типологии плодов маревых, мы считаем название «мешочек» неудачным. По определению И. А. Борзовой с соавторами (1972 : 53), «листовка, или мешочек — одногнездный или неполнодвугнездный плод из одного плодолистика с краевой постенной плацентой, вскрывающийся по брюшному шву».

У маревых гинецей состоит из двух и более плодолистиков, как правило, с базальной плацентой, плод чаще невскрывающийся.

Названия подтипов (Chenopodiocarpium и др.), предложенные Каденом и Смирновой, не отражают структуры плода и неудобны для применения. Кроме того, классификация плодов, составленная на основе только их морфологических признаков, не может отражать всего разнообразия их строения и выявить эволюционные связи между типами плодов. Например, Каден и Смирнова (1967) указывают, что род *Gamanthus* Bunge[1] отличается от рода *Halimocnemis* C. A. Mey. только тем, что плоды его опадают по два вследствие разламывания оси. Между тем плоды этих родов имеют и более глубокие различия: в роде *Halimocnemis* плод заключен в сросшиеся одревесневшие листочки околоцветника, а в роде *Gamanthus* защита плода в соплодии осуществляется сросшимися одревесневшими прицветничками и листочками околоцветника, о чем подробнее будет сказано ниже.

Классификацию плодов нельзя считать достаточно обоснованной и отражающей их эволюцию без исследования анатомического строения.

Определение Левиной (1974) плодов маревых как верхних односемянных лизикарпиев характеризует только тип гинецея, не отражая строения покровов. Автор отмечает, что лизикарпные плоды менее разнообразны и встречаются реже остальных типов. Как показывает карпологический анализ плодов маревых, представление о небольшом разнообразии лизикарпиев, видимо, явилось следствием их слабой изученности.

Нами исследованы зрелые плоды 45 видов из 23 родов сем. маревых, произрастающих в юго-западном Кызылкуме и прилегающих к нему районах, а также некоторых горных видов, родственных с пустынными. Измеряли диаметр 100 шт., вес 1000 сухих, зрелых плодов и семян раздельно. Срезы приготовляли опасной бритвой после получасового замачивания плодов в теплой воде. Характерными считали срезы, сделанные через середину плода перпендикулярно вертикальной оси. Наличие кутикулы определяли, действуя суданом-3, одревеснение — флороглюцином с концентрированной соляной кислотой. Зарисовки срезов сделаны рисовальным аппаратом РА-6.

У большинства изученных видов маревых при плодах сохраняются прицветнички или околоцветник. Эти органы выполняют функции расселения плодов, их защиты, аккумулируют влагу при прорастании, играют активную роль в обмене веществ, т. е. выполняют все функции, которые у плодов других семейств несет перикарпий, поэтому для характеристики плодов они имеют решающее значение.

Н. Н. Каден (1965) называет плоды с несросшимися внепестичными элементами (чашечкой, околоцветником) и не охватывающими их целиком плодами с покрывалом (fructus velatus), а со сросшимися внепестичными элементами — плодами с оболочкой (fructus tunicatus). Мы считаем, что одни и те же части цветка, сросшиеся в разной степени, не требуют различных наименований. Гораздо важнее подчеркнуть, какие элементы цветка — прицветнички, околоцветник или те и другие вместе — за-

[1] Латинские названия растений даны по «Определителю растений Средней Азии» (1972, т. 3), «Флоре СССР» (1936, т. 6) и «Своду дополнений и изменений к „Флоре СССР" (т. I—XXX)» С. К. Черепанова (1973).

щищают плод. Кроме того, термин «оболочка» широко употребляется в ботанике для обозначения клеточной стенки; плодовой оболочкой иногда называют перикарпий, поэтому применение его для обозначения наружных частей цветка нежелательно.

Все видоизмененные стерильные части цветка и прицветнички, остающиеся при плодах, независимо от степени их срастания мы называем покрывалом (velum). Говоря, что односемянные лизикарпные плоды маревых разнообразны по величине, форме, опушению и развитию придатков, мы имеем в виду все разнообразие элементов П (Бутник, 1972). По происхождению, составу, степени срастания, наличию выростов и одревеснению П плоды изученных видов маревых объединены нами в четыре группы (см. схему).

ГРУППЫ ПЛОДОВ СЕМ. *CHENOPODIACEAE*

I — без покрывала (П).
- 1. Сочные (односемянная ягода) — *Anabasis eriopoda*.
- 2. Сухие, перикарпий плотно прилегает к семени — роды *Corispermum*, *Anthochlamys*.

II — с брактеолярным П.
- 1. П из двух прицветничков (*пр*), плоды сухие.
  - а) *пр* не срастаются между собой — *Atriplex aucheri*.
  - б) *пр* между собой срастаются — роды *Ceratocarpus*, *Ceratoides*.

III — с перигониальным П.
- 1. П из 5 несросшихся листочков околоцветника (*о*).
  - а) Сочные — *Nanophyton erinaceum*.
  - б) Сухие — *N. saxatile*, *N. botschantzevii*.
- 2. П из 5 сросшихся или полусросшихся листочков *о*, часто с выростами.
  - а) *о* в плане ромбовидный или с волановидным выростом, плод сухой — роды *Salicornia*, *Halostachys*.
  - б) Выросты *о* шиповидные или крыловидные.
    Плоды сухие — роды *Bassia*, *Kochia*, *Salsola*, *Climacoptera*.
    Плоды сочные — *Anabasis annua*, *Salsola foliosa*, род *Haloxylon*.
- 3. П из двух сросшихся одревесневших листочков *о* (ореховидный плод) — род *Halimocnemis*.

IV — с брактеолярно-перигониальным П.
- 1. П из двух *пр* и пяти листочков *о*.
  - а) Ореховидный плод — *Petrosimonia sibirica*.
  - б) Соплодие: ореховидный дикарпий — *Gamanthus gamocarpus*.

Плоды, легко выпадающие после созревания из околоцветника и расселяющиеся без его участия, образуют группу без П. К этой группе относятся плоды *Anabasis eriopoda* (Schrenk) Benth. ex Volkens, довольно крупные (до 5 мм в диаметре), округлые, темно-коричневые, сочные. Околоцветник состоит из 5 мелких, несросшихся листочков, не достигающих середины плода. Основной защитой семени служит перикарпий, состоящий из четырехрядной толстостенной наружной эпидермы (экзокарпий), 2—3 рядов тонкостенных паренхимных клеток, образующих мякоть плода (мезокарпий) и одного ряда внутренней эпидермы (эндокарпий) (рис. 1, *A*). Род *Anabasis* L. единственный из пустынных представителей маревых имеет многорядную эпидерму как у генеративных, так и у вегетативных органов (Рожановский, 1952; Fahn, Dembo, 1964), что свидетельствует о высокой координации процессов их формирования. Подобные плоды *Loranthus europaeus* Jacq. (*Loranthaceae* Juss.), также относимые к типу односемянных лизикарпиев, Левина (1974) называет односемянной ягодой. Плоды *A. eriopoda* — орнитохоры и анемохоры (типа перекати-поле), их генеративные побеги легко отламываются и при переносе ветром рассеивают плоды.

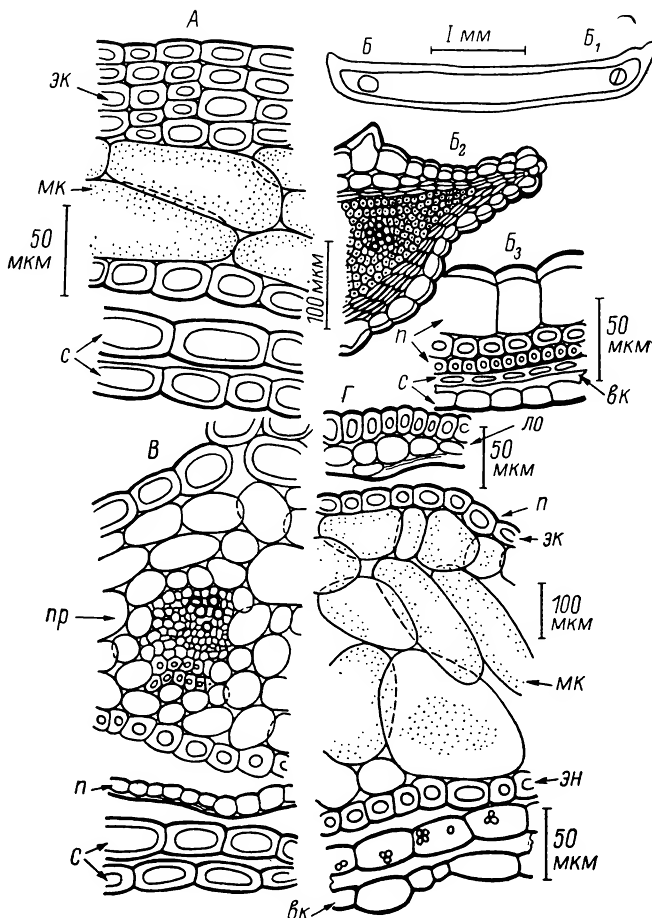


Рис. 1. Плоды групп I, 1, 2; II, 1, б и III, 1, а (см. схему).

А — перикарпий и спермодерма *Anabasis eriopoda* (группа I, 1); **Б** — плод *Corispermum lehmannianum* (гр. I, 2): $Б_1$ — схема поперечного сечения плода, $Б_2$ — оборчатый вырост перикарпия, $Б_3$ — перикарпий и спермодерма в средней части плода; **В** — плод *Ceratoides ewersmanniana* с брактеолярным покрывалом (гр. II, 1, б); **Г** — плод *Nanophyton erinaceum* с перигониальным покрывалом (гр. III, 1, а).

пр — прицветничек, *ло* — листочки околоцветника, *п* — перикарпий, *эк* — экзокарпий, ***мк*** — мезокарпий, *эн* — эндокарпий, *с* — спермодерма, *вк* — внутренняя кутикула.

К этой же группе относятся мелкие (до 1 мм в диаметре) сухие плоды родов *Corispermum* L. и *Anthochlamys* Fenzl. У *C. lehmannianum* Bunge листочки околоцветника не прикрывают плод и он легко выпадает. Перикарпий сухой, пленчатый, двух-трехслойный, плотно прилегающий к семени, имеет небольшой оборчатый вырост (рис. 1, $Б_2$). Эпидерма перикарпия *A. tianshanica* Iljin ex Aell. более толстостенная, чем у *C. lehmannianum*, но оборчатый вырост последнего содержит больше склереид. Распространение плодов анемохорное.

У большинства видов маревых при плодах развиты П, образованные прицветничками — брактеолярное (velum bracteolarie), околоцветником — перигональное (velum perigonialie) или тем и другим — брактеолярно-перигониальное (velum bracteolari-perigonialies).

В группу с брактеолярным П входят сухие плоды, покрывало которых образовано двумя прицветничками: несросшимися или полусросшимися у видов рода *Atriplex* L., сросшимися у видов *Ceratocarpus* L. и *Ceratoides* Garneb. Плоды этой группы довольно крупные, до 9 мм длиной. Из рода *Atriplex* рассмотрим строение плодов *A. aucheri* Moq. Прицветнички при плодах округлые, опушенные, тонкие, несросшиеся. Плоды легко

отделяемые от прицветничков при их перетирании, либо плоские, лепешковидные, желтые, либо округлые, мелкие, темные (гетерокарпия). Перикарпий у желтых плодов однослойный, тонкостенный, паренхимный; клетки перикарпия темных плодов мельче и более толстостенные. Сухие тонкие прицветнички обеспечивают анемохорное расселение.

У видов *Ceratocarpus utriculosus* Bluk., *Ceratoides ewersmanniana* (Schschegl. ex Losinsk.) Botsch. et Ikonn., *C. papposa* Botsch. et Ikonn. прицветнички сросшиеся, обильно опушены длинными шелковистыми многоклеточными простыми и 5—6-лучевыми звездчатыми волосками, как отмечали Каден и Смирнова (1967). Плоды легко отделяются от прицветничков. Перикарпий видов рода *Ceratoides* тонкий, пленчатый, опушен звездчатыми волосками и состоит из 1—2 рядов паренхимных клеток (рис. 1, *В*). Виды этого рода — анемохоры.

У *Ceratocarpus utriculosus*, как и у *C. arenarius* L., который был описан Левиной (1967), Каденом и Смирновой (1967), средняя жилка сросшихся прицветничков вытянута в колючку, заканчивающуюся крючком, что обеспечивает зоохорию. Прицветнички состоят из наружной эпидермы, 2—3-рядной паренхимы и толстостенной внутренней эпидермы, содержащей друзы щавелевокислого кальция. Перикарпий плотнее прилегает к прицветничкам, чем у видов рода *Ceratoides*, наружные слои его смяты, внутренняя эпидерма мелкоклетная, толстостенная.

Большинство видов маревых имеет плоды с перигониальным П, образованным видоизмененными листочками простого околоцветника. К этой группе относятся плоды, П которых состоит из 5 несросшихся пленчатых листочков околоцветника без выростов — род *Nanophyton* Less. (Бутник, 1979). У *N. erinaceum* (Pall.) Bunge и *N. saxatile* Botsch. листочки околоцветника желтые, лодочковидные, почти в 2 раза превышающие размер плода. Эпидерма их толстостенная, наружная более крупноклетная, чем внутренняя, между ними расположены 1—2 ряда паренхимных клеток (рис. 1, *Г*). Перикарпий плодов пустынного вида *N. erinaceum* сочный, состоит из тонкостенных крупных паренхимных клеток, защищенных толстостенной эпидермой. По мере высыхания перикарпий съеживается и плотно прилегает к семени. Клеточный сок перикарпия содержит вещества из группы флавоноидов (анализ Л. Т. Андоскиной), ингибирующие прорастание. Полифенолы в покровных тканях и нижележащих слоях выполняют функцию экранов, поглощающих избыточную лучистую энергию, участвуют в метаболизме растений и являются адаптацией к аридным условиям среды. Только после выпадения определенной нормы осадков они вымываются из покровов и семя получает возможность прорастать (Hammouda, Bakr, 1969; Минаев, 1978). По наблюдениям И. Ф. Момотова (устное сообщение), *N. erinaceum* является орнитохором: его плоды интенсивно склевывают жаворонки; до наступления морозов они растаскиваются вместе с околоцветником муравьями (мирмекохория), не исключена и анемохория.

У горного вида *N. botschantzevii* Pratov листочки околоцветника не прикрывают плода, перикарпий в средней части плода сухой, пленчатый, неплотно прилегает к семени. Между толстостенными наружной и внутренней эпидермами перикарпия расположены 1—3 ряда тонкостенных паренхимных клеток. В основании столбика стенки клеток перикарпия утолщены и имеется небольшой валик. Таким образом, переход от сочной консистенции перикарпия к сухой и склерофицированной возможен в пределах одного рода в результате изменения содержания коллоидных веществ в клеточном соке, либо одревеснения клеточных стенок, что наблюдается в родах *Nanophyton* и *Salsola* L. Подчеркивая лабильность тканей перикарпия, К. К. Зажурило (1936) писал, что путем сравнительно незначительных перестроек механические ткани различных типов плодов могут превращаться друг в друга.

Наиболее часто встречаются плоды, П которых состоит из 5 полусросшихся или сросшихся листочков околоцветника с различного рода

Рис. 2. Плоды группы III, 2а, 2б и 3 (см. схему).

А — плод *Salicornia europaea* с перигониальным П (гр. III, 2, а): $А_1$ — схема продольного среза плода, $А_2$ — продольный срез листочка околоцветника, $А_3$ — перикарпий и спермодерма; *Б* — плод *Bassia hyssopifolia* с перигониальным покрывалом (гр. III, 2, б); *В* — перикарпий *Haloxylon aphyllum* (гр. III, 2, б): $В_1$ — 4 мая, $В_2$ — 4 сентября 1970; *Г* — плод *Halimocnemis sclerosperma* (гр. III, 3). *гк* — гидроцитные клетки; остальные обозначения, как на рис. 1.

выростами. У галофитных видов этой группы (роды *Halostachys* C. A. Mey., *Kalidium* Moq., *Salicornia* L.) самые мелкие плоды, 1—2 мм длиной. Околоцветник из 5 сросшихся листочков, в плане ромбовидный, у *Salicornia* — с небольшим волановидным выростом. Листочки околоцветника состоят из рыхлой тонкостенной паренхимной ткани, пронизанной небольшими проводящими пучками и крупными гидроцитными клетками со спиральным утолщением стенок, вытянутыми вдоль вертикальной оси плода, которые играют большую роль в набухании (рис. 2, A_1, A_2). Перикарпий в родах *Salicornia* и *Halostachys* тонкий, 1—2-рядный, паренхимный (рис. 2, A_3), у *Kalidium caspicum* (L.) Ung.-Sternb. — толстостенный с выростами (ребрами).

Околоцветник *Bassia hyssopifolia* (Pall.) O. Kuntze состоит из 5 опушенных, до половины сросшихся листочков. В верхней трети каждого листочка имеются крючковидные выросты, перпендикулярные к продольной оси плода, длиной до 1.5 мм — приспособление к зоохории.

Структура листочков паренхимная, склерифицированы только главные жилки. Перикарпий тонкий, до 60 мкм, из двух рядов паренхимных клеток (рис. 2, *Б*).

У видов родов *Kochia* Roth, *Salsola* L., *Climacoptera* Botsch., *Aellenia* Ulbr. 5 голых или опушенных несросшихся или сросшихся основаниями листочков околоцветника несут 3—5 крыловидных выростов различного размера и формы. Вершины листочков свободны (род *Kochia*, некоторые виды рода *Salsola*) или образуют колонку (виды родов *Salsola*, *Climacoptera*). В зависимости от степени одревеснения покрывала прочность его соединения с плодом различна. У видов *Kochia prostrata* (L.) Schrad., *K. scoparia* (L.) Schrad., *Salsola orientalis* S. G. Gmel., *S. implicata* Botsch., *Climacoptera lanata* (Pall.) Botsch. листочки околоцветника паренхимные и при перетирании легко отделяются от плода. В околоцветнике *Salsola gemmascens* Pall., *Girgensohnia oppositiflora* (Pall.) Fenzl., *Iljinia regelii* (Bunge) Korov. появляются группы склереид и прочность его соединения с плодом усиливается. Виды *Climacoptera brachiata* (Pall.) Botsch., *Salsola richteri* (Moq.) Kar. ex Litv., *S. arbuscula* Pall., *S. arbusculiformis* Drob. имеют плотный околоцветник, состоящий из толстостенных одревесневших клеток, который с трудом отделяется от плода. В этой подгруппе прослеживается весь диапазон переходов от плодов с пленчатым П (типа семянок) до ореховидных плодов с одревесневшим П. Усиление одревеснения листочков околоцветника коррелирует с понижением процента лабораторной всхожести семян. Расселение плодов анемохорное.

И. А. Грудзинская (1968) предлагает все крылатые плоды называть крылатками. Однако крыловидные выросты у маревых имеют как сочные, так и сухие, склерифицированные плоды. Мы согласны с мнением В. В. Вихиревой (1952), что крылатость лучше использовать как определение к типу плода.

Плоды *Haloxylon persicum* Bunge, *H. aphyllum* (Minkw.) Iljin, *Salsola foliosa* (L.) Schrad. представляют собой переходную группу между сочными и сухими крылатыми плодами. В условиях Ташкента саксаул цвел с конца марта до середины апреля, 4 мая перикарпий состоял из 5—6 рядов клеток: крупноклетной наружной эпидермы, паренхимной ткани, наружные клетки которой более крупные и рыхлые, и внутренней эпидермы. В конце августа с началом роста крыльев и развитием зародыша перикарпий начал вздуваться и окрашиваться в малиновый цвет за счет разрастания клеток субэпидермального слоя, содержащих пигмент, и образования крупных полостей между ними (рис. 2, *В*). К созреванию плоды становятся бурыми, перикарпий сминается, клетки его частично облитерируются, и в зрелом плоде он состоит из 2, местами 3—5 рядов паренхимы. Сочность перикарпия у этих видов временная и проявляется в короткий период развития плода.

В роде *Anabasis* наблюдаются разные стадии развития крыльев и сохранности П при плодах: от плодов без П (*A. eriopoda*) до сочных крылатых плодов (*A. brachiata* Fisch. et Mey ex Kar. et Kir.). Виды *A. annua* Bunge, *A. truncata* (Schrenk) Bunge по строению П занимают промежуточное положение: на их околоцветнике развиты крылья, но вершины листочков околоцветника не сомкнуты, плод лежит открыто и довольно легко выпадает. Роль крыльев в расселении плодов у этих видов незначительна, но усиление этого признака путем смыкания верхушек листочков околоцветника у других видов ведет к усилению анемохории и дает преимущества в расселении. Возможно, здесь наблюдается явление преадаптации к анемохорному расселению (Георгиевский, 1974).

Плоды рода *Halimocnemis* (*H. sclerosperma* (Pall.) C. A. Mey., *H. karelinii* Moq.) крупные, до 10 мм длиной, колбовидные. Два листовидных, бурых, округло-яйцевидных прицветничка закрывают половину плода, но играют защитную роль только в период его созревания, так как зрелый плод с околоцветником из них выпадает. П образовано двумя широкими листочками околоцветника, сросшимися в основании. Вершины их об-

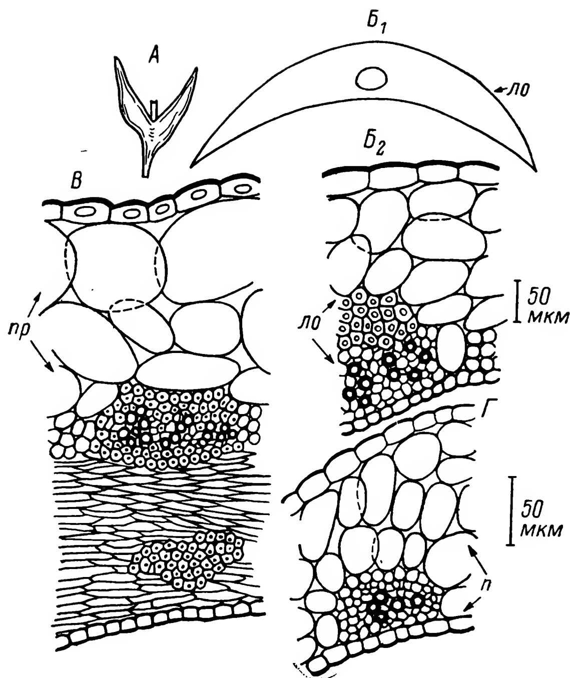


Рис. 3. Плоды группы IV, 1, б.

А — внешний вид ореховидного дикарпия (×2), $Б_1$ — схема, $Б_2$ — поперечный срез листочка околоцветника, В — срез прицветника, Г — перикарпий.
Условные обозначения, как на рис. 1.

разуют колонку до 4.5 мм длиной. Листочки околоцветника состоят из 10—15 рядов толстостенных одревесневших клеток, среди которых ближе к наружной эпидерме расположены проводящие пучки. Перикарпий из 1—3 рядов тонкостенных паренхимных клеток плотно прилегает к семени (рис. 2, Г). Сильное одревеснение околоцветника придает плодам рода *Halimocnemis* сходство с орехом, поэтому их можно называть ореховидными. Виды рода *Halimocnemis* — барохоры и анемохоры (типа перекати-поле).

Дальнейшее усложнение П, которое образуют прицветнички и околоцветник (брактеолярно-перигониальная группа), наблюдается у видов родов *Petrosimonia* Bunge и *Gamanthus*. Два плотно сомкнутых, несросшихся прицветничка *Petrosimonia sibirica* (Pall.) Bunge состоят из тонкостенной рыхлой паренхимы, утолщены стенки верхней и нижней эпидермы и склереид вокруг проводящих пучков. Вершины прицветничков при плодах образуют небольшие выступы — рожки. Околоцветник из пяти тонких серповидных в поперечном сечении листочков, состоящих из наружной и внутренней эпидермы и 2—4 рядов склеренхимы между ними, среди которой встречаются группы паренхимных клеток. Перикарпий одно-двухрядный, смятый тонкостенный.

Прицветнички *Gamanthus gamocarpus* (Moq.) Bunge в основании сросшиеся, вверху роговидно расходящиеся, сильно одревесневшие. Наружные 1—3 ряда клеток прицветничков рыхлые, паренхимные, с извилистыми стенками, впитывающие влагу. При набухании наружная эпидерма слущивается, паренхимные клетки разбухают и вытягиваются радиально. За ними идет мощный слой мелких толстостенных одревесневших клеток, среди которых расположены проводящие пучки. В основании прицветничков одни ряды склеренхимных волокон ориентированы продольно, другие поперечно, образуя переплетения. Пять листочков околоцветника в поперечном сечении серповидные, несросшиеся. Под их наружной эпидермой расположено несколько рядов паренхимы, проводящие пучки с одревесневшей флоэмой и трех-четырехрядная склеренхима (рис. 3).

Перикарпий паренхимный, 4—5-рядный, с утолщенными стенками эпидермы. Два цветка *G. gamocarpus* закладываются супротивно, но развиваются, по данным В. И. Конычевой, неодновременно. Часто полноценное семя образуется только из одного цветка, у второго формируются все элементы покрывала, покровы плода и семени, но зародыш отсутствует. Генеративная веточка отламывается с двумя плодами, что позволяет назвать этот тип соплодия ореховидным дикарпием. Плоды этой группы тяжелые, барохоры, частично зоохоры.

В семействе маревых часто наблюдается партенокарпия: от 20 до 80% плодов лишены зародышей. По классификации типов партенокарпии покрытосемянных В. А. Поддубной-Арнольди (1976), у изученных видов партенокарпия частичная (факультативная), естественная, как вегетативная (без опыления), так и стимулятивная (с опылением). Причины партенокарпии могут быть внутреннего и внешнего порядка: аномалии цветков, стерильность пыльцы и другие нарушения генеративных процессов, происходящие под влиянием сильного ветра, сухости воздуха и гибридогенных процессов (Шацкая, Конычева, 1965). Во влажные годы и в благоприятных условиях обитания процент партенокарпических плодов значительно ниже.

Семена у большинства видов маревых располагаются в плодах горизонтально (роды *Kochia*, *Salsola*), у немногих видов вертикально (роды *Ceratoides*, *Ceratocarpus*); у видов подсем. *Cyclolobeae* они содержат перисперм, у видов подсем. *Spirolobeae* перисперма нет.

Спермодерма формируется из двух интегументов семяпочки (Netolitzky, 1926; Williams, 1932; Mahabale, Solanky, 1953; Цингер, 1958; Bisalputra, 1961; Wunderlich, 1967; Конычева, 1976), каждый из которых в средней части состоит из двух рядов клеток, в микропилярной — число рядов внутреннего интегумента достигает 10—15. В средней части созревшего семени толщина спермодермы у большинства видов 35—60 мкм, она состоит из двух слоев клеток: наружной эпидермы наружного интегумента и внутренней эпидермы внутреннего интегумента, между которыми находится кутикулярная прослойка (внутренняя кутикула) и местами мембранозный слой из смятых клеток интегументальной паренхимы. У некоторых видов (*Salsola richteri*, род *Aellenia*) паренхимный слой не полностью облитерируется и спермодерма может состоять из 4—6 рядов клеток (Нигманова, Пайзиева, 1973; Жапакова, 1979). Наружная эпидерма спермодермы более крупноклетная, чем внутренняя, пигментированная, содержит агглютинированные хлоропласты (*Salsola orientalis*, *Climacoptera lanata*, *Kalidium caspicum*), либо наружные стенки ее клеток утолщены (*Halostachys belangerana* (Moq.) Botsch., *Halimocnemis sclerosperma*). У видов рода *Atriplex* наружная эпидерма наружного интегумента содержит особые интенсивно окрашенные полосы («сталактиты»), число и расположение которых являются диагностическими признаками (Попова, Камаева, 1977). Толщина внутренней кутикулы варьирует в широких пределах от почти незаметной пленки (*Ceratocarpus utriculosus*) до довольно толстого слоя в 6—8 мкм (*Bassia hyssopifolia*). У большинства видов внутренняя кутикула неокрашенная, блестящая, однако у *Nanophyton saxatile*, *Climacoptera lanata* она розовая, у *C. brachiata* — оранжевая, у *Salsola implicata* — светло-малиновая.

В целом для семейства маревых характерны сравнительная однородность и простота строения спермодермы, что является показателем его филогенетической целостности. А. Л. Тахтаджян (1964) писал, что во многих линиях эволюции покрытосемянных растений с невскрывающимися плодами наблюдается постепенное упрощение спермодермы, роль защиты переходит к околоплоднику. У плодов маревых с П облитерируется не только спермодерма, но и перикарпий. В процессе эволюции плодов маревых функция защиты зародыша перешла от спермодермы и перикарпия к другим элементам цветка — прицветничкам и околоцветнику, которые изменялись в направлении срастания, усложнения, одревеснения.

У всех видов маревых, как и у других двудольных, прослеживается закономерность: отсутствие или слабое развитие одного компонента покрова компенсируется усложнением и утолщением других, что отмечали F. Netolitzky (1926), Бутник (1972), I. Roth (1977). Исходя из этого все элементы покровов плодов и семян следует рассматривать во взаимосвязи как компоненты единой системы, обеспечивающей защиту зародыша, расселение и прорастание.

Переключение функции защиты на элементы П можно считать прогрессивным признаком. Тонкие, паренхимные спермодерма и перикарпий не препятствуют развитию высокоспециализированных, полностью подготовленных к прорастанию зародышей. Наличие глубокого покоя семян у некоторых видов маревых (роды *Halimocnemis*, *Gamanthus*) связано с утолщением и одревеснением элементов П, а у галофитных видов (*Halostachys belangerana*) — с наличием более плотной и толстостенной спермодермы.

Таким образом, плоды сем. маревых характеризуются большим разнообразием строения покровов, это не позволяет отнести их к какому-либо одному типу и объясняет отсутствие единства в типологии плодов. Разнообразие типов плодов — характерная черта всего порядка *Caryophyllales*, в котором описаны одно- и многоорешки, орехи, ореховидные и костянковидные плоды, коробочки, крыночки, семянки, ягоды, соплодия (Тахтаджян, 1966).

Изучение покровов плодов маревых показало, что плоды с покрывалом требуют либо введения новой терминологии для их описания, что нежелательно, так как увеличение списка специальных названий затрудняет пользование ими, либо расширения рамок уже имеющихся понятий. Последнее наметилось в работе Левиной (1974), которая употребляет такие термины, как «односемянная ягода», «односемянная коробочка» и т. д.

Большое разнообразие типов плодов и способов расселения (полихория) в сем. маревых коррелирует с разнообразием строения вегетативных органов, что в совокупности определяет высокую адаптивную возможность видов *Chenopodiaceae*.

Приношу глубокую благодарность В. К. Василевской, Р. Е. Левиной и А. П. Меликяну за ценные советы и замечания при подготовке статьи.

ЛИТЕРАТУРА

Артюшенко З. Т., Коновалов И. Н. (1951). Морфология плодов типа орех и орешек. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 7, 2. — Борзова И. А., Самсель Н. В., Чистякова О. Н. (1972). Морфология растений (введение в определение растений), изд. 3-е. Изд. МГУ. — Бутник А. А. (1972). Строение покровов плодов маревых. В кн.: Морфо-биологические и структурные особенности кормовых растений Узбекистана. Ташкент, Фан. — Бутник А. А. (1979). Строение плодов видов рода *Nanophyton* Less. В кн.: Биологические и структурные особенности полезных растений Узбекистана (маревые, гвоздичные, бобовые). Ташкент, Фан. — Вихирева В. В. (1952). Морфолого-анатомическое исследование плодов крушиновых. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 3, 7. — Георгиевский А. Б. (1974). Проблема преадаптации. Л., Наука. — Грудзинская И. А. (1968). Системы классификаций и номенклатуры плодов в свете их применения в ботанических руководствах. Бюл. МОИП, отд. биол., 73, 3. — Жапакова У. Н. (1979). Морфолого-анатомическое строение плодов *Salsola richteri* Kar., *S. paletzkiana* Litv. В кн.: Биологические и структурные особенности полезных растений Узбекистана (маревые, гвоздичные, бобовые). Ташкент, Фан. — Зажурило К. К. (1936). Следы эволюции плодов в их анатомическом строении. Тр. Воронеж. гос. унив., 9, 1. — Имс А. Д., Мак-Даниэльс Л. Г. (1935). Введение в анатомию растений. М.; Л., ОГИЗ—Сельхозгиз. — Каден Н. Н. (1961). О некоторых основных вопросах классификации, типологии и номенклатуры плодов. Бот. ж., 46, 4. — Каден Н. Н. (1965). Типы плодов растений средней полосы европейской части СССР. Бот. ж., 50, 6. — Каден Н. Н., Смирнова С. А. (1967). Типы плодов и карпологические признаки родов сорных маревых СССР. В кн.: Морфология высших растений. М., Наука. — Келлер Б. А. (1948). Основы эволюции растений. М., Изд. АН СССР. — Козо-Полянский Б. М. (1965). Курс систематики высших растений. Воронеж. Изд. Воронеж. гос. унив. — Конычева В. И. (1976). Строение зародышевого мешка у некоторых маревых в тычиночную фазу цветения. В кн.: Биологические и морфо-

логические особенности полезных растений Узбекистана. Ташкент, Фан. — Левина Р. Е. (1961). О классификации и номенклатуре плодов. Бот. ж., 46, 4. — Левина Р. Е. (1967). Плоды. Саратов, Приволжское изд. — Левина Р. Е. (1974). Морфология и типы плодов. Ульяновск, изд. Ульяновск. ГПИ. — Меликян А. П. (1973). Сравнительная анатомия семенной кожуры *Hamamelidales* и близких порядков в связи с их систематикой. Автореф. докт. дис. Ереван. — Минаев В. Г. (1978). Флавоноиды в онтогенезе растений и их практическое использование. Новосибирск, Наука. — Нигманова Р., Пайзиева С. А. (1973). Строение плодов и зародышей видов р. *Aellenia* Ulbr. В кн.: Морфогенез растений аридной зоны. Ташкент, Фан. — Поддубная-Арнольди В. А. (1976). Цитоэмбриология покрытосеменных растений. М., Наука. — Попова Л. Н., Камаева Г. М. (1977). Морфолого-анатомические особенности семян и плодов р. *Atriplex* L. В кн.: Актуальные вопросы современной ботаники. Киев, Наукова думка. — Рожановский С. Ю. (1952). Сравнительная ксероморфность основных видов Устюрта. Тр. Инст. бот. АН УзССР, 1. — Смирнова Е. С. (1965). Типы структур семян цветковых растений в филогенетическом аспекте. Ж. общ. биол., 26, 3. — Тахтаджян А. Л. (1948). Морфологическая эволюция покрытосеменных. М., Наука. — Тахтаджян А. Л. (1964). Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. М., Наука. — Тахтаджян А. Л. (1966). Систематика и филогения цветковых растений. М.; Л., Наука. — Цингер Н. В. (1958). Семя, его развитие и физиологические свойства. М., Изд. АН СССР. — Шацкая М. Г., Конычева В. И. (1965). О качестве семян полукустарничков в юго-западном Кызылкуме. В кн.: Рациональное использование пустынных пастбищ. Ташкент, Фан. — Bisalputra T. (1961). Anatomical and morphological studies in the *Chenopodiaceae*. 1. Austral. J. Bot., 9, 1. — Fahn A., Dembo N. (1964). Structure and development of epidermis in articulated *Chenopodiaceae*. Israel J. Bot., 13. — Hammouda M., Bark Z. (1969). Same aspects of germination of desert seeds. Phyton, 3. — Mahabale T., Solanky T. (1953). Studies in the *Chenopodiaceae*. II. Embryology of *Kochia scoparia*. J. Univ. Bombay, 22, 3. — Netolitzky F. (1926). Die Anatomie der Angiospermensamen. Handb. Pflanzenanatomie, herausgeben von K. Linsbauer. — Roth I. (1977). Fruits of angiosperms. Berlin—Stuttgart. — Vaugnan J. (1968). Seed anatomy and taxonomy. Proc. Lin. Soc. London, 178, 2. — Williams M. (1932). The development of embryo in *Kochia scoparia*. Bul. Torrey Bot. Club, 59, 7. — Wunderlich R. (1967). Some remarks on the taxonomic significance of the seed coat. Phytomorphology, 17, 1—4.

Институт ботаники АН УзССР,
Ташкент.

Получено 25 X 1979.

SUMMARY

One-seed lysicarpous fruits of many species of *Chenopodiaceae* in mature condition keep within the modified perianth or the bracteols. These parts of flower in the fruit are referred to as the coverlet (velum). According to morphological and anatomical characters of the coverlet four groups of fruits have been established: without coverlet, with bracteolate, perianthous, and bracteolate-perianthous coverlet.

The transfer of the function of the embryo protection over to the elements of the coverlet correlates with the reduction of the pericarp and the spermoderm. Great variety of fruit types: caryopsis, achene, nut like and baccate fruits — effects the manner of dispersal, and together with the diversity of the structure of vegetative organs, determines high adaptive ability of the *Chenopodiaceae* species.

СООБЩЕНИЯ

УДК 561 : 551.791

В. В. Украинцева, Х. А. Арсланов, Ж. М. Белорусова, М. С. Боч

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ И ПРИРОДНЫЕ УСЛОВИЯ БАССЕЙНА РЕКИ БОЛЬШОЙ ЛЕСНОЙ РАССОХИ В ВЕРХНЕМ ПЛЕЙСТОЦЕНЕ (В СВЯЗИ С НАХОДКОЙ МАМОНТА)

V. V. UKRAINTSEVA, H. A. ARSLANOV, J. M. BELORUSOVA, M. S. BOCH. THE VEGETATION AND NATURAL ENVIRONMENT OF THE GREAT FORESTED RASSOKHA RIVER BASIN DURING UPPER PLEISTOCENE (IN CONNECTION WITH THE MAMMOTH FIND)

Гибель мамонта приходится на зырянское время, что установлено радиометрическими данными и геолого-геоморфологическим анализом территории в районе его захоронения. Палинологическая характеристика зырянского комплекса отложений показывает, что времени гибели животного предшествовал суровый климат, обусловивший бедность флоры цветковых растений и мхов, а также разреженность растительного покрова. В тот период на исследуемой территории получили распространение группировки полярнопустынного типа. В период гибели мамонта — 53 170 лет назад — в бассейне р. Большой Лесной Рассохи были распространены злаково-разнотравные и осоково-злаковые (по берегам реки и озер) сообщества, служившие пастбищами животным мамонтового фаунистического комплекса. В каргинский межледниковый интервал — 34 730 лет назад — климатические условия района исследования уже были близки современным условиям урочища Ары-Мас. Тогда в бассейне р. Большой Лесной Рассохи получили распространение осоковые лиственничные леса.

На левом берегу р. Большой Лесной Рассохи (правый приток р. Новой бассейна Хатанги) в 15 км от устья летом 1977 г. был обнаружен мамонт. В 1978 г. председатель Комитета по изучению мамонтов и мамонтовой фауны Н. К. Верещагин произвел раскопки на месте захоронения и извлек из отложений череп с хорошо сохранившимся хоботом, кожей и шерстью, правую переднюю и левую заднюю конечности и сочлененные с ними мускульные ткани.

Останки мамонта залегали в слое вечномерзлых песков в 5 м от уреза воды (в межень) и на 1.5 м выше маркирующего горизонта торфа. Слой торфа еще удерживал запах содержимого желудочно-кишечного тракта, который нельзя было назвать трупным. Это дает нам основание полагать, что остальные части тела погибшего животного, в том числе желудочно-кишечный тракт, совсем недавно были унесены водами реки при разрушении террасы.

В связи с находкой мамонта были проведены комплексные исследования в этом районе Таймыра (рис. 1). Отряд Полярной экспедиции Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (Ленинград), возглавляемый членом бюро Комитета по изучению мамонтов и мамонтовой фауны В. В. Украинцевой, в конце июля—августе 1978 г. провел изучение отложений, вмещающих останки мамонта, а также современной флоры и растительности окрестностей места его захоронения. Из отложений второй надпойменной террасы при очень тщательной зачистке было отобрано на палинологический анализ 47 образцов (рис. 2); из слоя торфа на ботанический анализ взято 10 образцов, на радиоуглеродный — 6. В ключевых участках основных типов растительности были собраны поверхностные

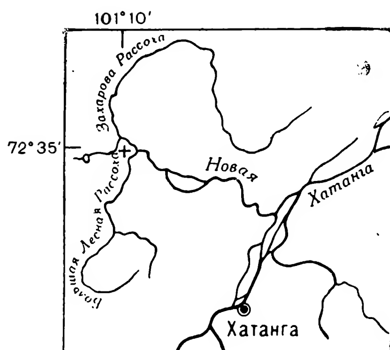


Рис. 1. Место находки мамонта в низовьях р. Большой Лесной Рассохи, юго-восточный Таймыр (помечено крестиком).

пробы для палинологического анализа. На основе всех этих материалов реконструированы природные условия района исследования.

Место находки расположено в 20—25 км к северо-западу от урочища Ары-Мас — самого северного на Земле лесного массива («Ары-Мас», 1978). Исследованная нами территория лежит в зоне тундр. В растительном покрове здесь представлены: 1) кустарниковые тундры; 2) разнотравно-кустарничковые тундры; 3) пятнистые кустарничковые тундры; 4) валиково-полигональные болота; 5) пойменные кустарники (Украинцева, Кожевников, 1981). Наиболее широко распространены кустарниковые тундры, приуроченные к II и III надпойменным террасам, и валиково-полигональные болота на пойме и понижениях вокруг озер. Разнотравно-кустарничковые и пятнистые кустарничковые тундры развиты фрагментарно. Низменный правый берег реки — северо-западный форпост ареала лиственницы в этом районе. Здесь на опушках ольшанника площадью 1 км в длину и 0.5 км в ширину отдельные экземпляры лиственницы *Larix gmelinii* достигают 1.5—1.6 м высоты и 10—12 см в диаметре, плодоносят. На левом, высоком берегу лиственница встречается только в виде куртин стланика.

В обнажении № 1, в отложениях которого были погребены останки мамонта, вскрываются следующие слои (табл. 1).

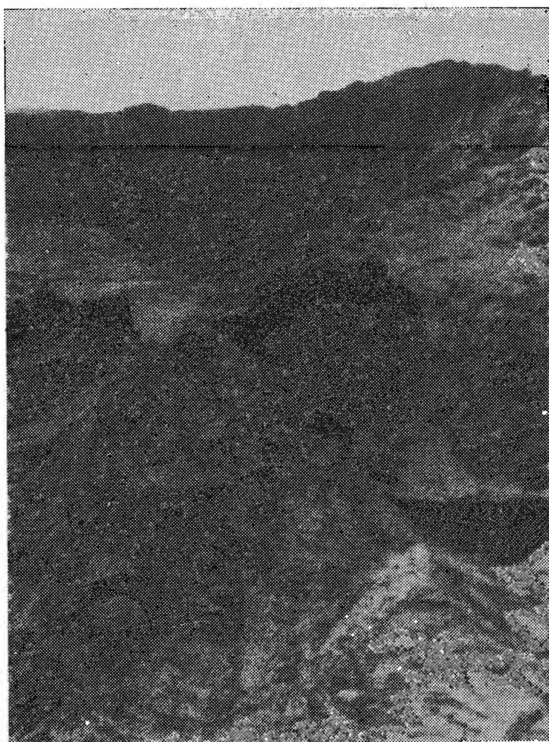


Рис. 2. Обнажение № 1, в отложениях которого в 1.5 м от маркирующего слоя торфа залегали останки мамонта.

ТАБЛИЦА 1

Слой	Снизу вверх	Мощность, м
1	Песок светло- и темно-серый, мелкозернистый, горизонтально-слоистый	0.50
2	Глина темно-серая с тонкими прослойками органики	0.10
3	Песок желтовато-светло-серый, кварцевый, среднезернистый, хорошо отмытый с включениями единичного гравия и гальки	1.95
4	Торф слаборазложившийся с тонкими (1 мм) прослойками песка и иловатых частиц	0.45
5	Песок желтовато-светло-серый, разнозернистый, хорошо отмытый, с прослоями темно-серого песка и включениями угольной крошки и органики (мелкие веточки, кора, листочки)	2.55
6	Песок желтовато-светло-серый, среднезернистый, местами буро-желтый (ожелезненный), с включением плохо окатанной гальки и тонкими (1 мм) прослоями растительного детрита	1.20
7	Песок темно-серый, среднезернистый, горизонтально-слоистый, местами со следами сильного ожелезнения	1.65
8	Песок желтовато-серый, кварцевый, среднезернистый, аналогичный слою 3	0.80
	Суммарная видимая мощность 9.65 м	

Накопление маркирующего слоя торфа (слой 4), по данным радиоуглеродного анализа, завершилось 34 730 лет назад (ЛУ-1189).[1]

Как показал ботанический анализ (табл. 2), все торфа этого слоя соломистые, слаборазложенные (до 5% гумуса), может быть, вымытые, нередко почти нацело состоящие из осокового волокна *Carex aquatilis* ssp. *stans*, что типично для современных полигональных болот Таймыра и тундровой зоны в целом.

ТАБЛИЦА 2

Виды	Состав торфов, в %									
	№ образца									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Carex aquatilis ssp. *stans*	95	90	100	80	70	100	90	100	90	100
Eriophorum sp.		5		5	10					
Drepanocladus vernicosus				15	20		10			
Drepanocladus sp.									10	
Неопределенные	5	5								

Очень бедный видовой состав макроостатков дает основание полагать, что он отражает набор растений, принимавших участие в сложении мочажин валиково-полигональных болот, уже получивших распространение в тот период на исследуемой территории. В настоящее время валиково-полигональные болота занимают по своему распространению в этом районе второе место после кустарниковых тундр. Более или менее сырые полигоны достигают размеров 10×10, 10×12, реже 10×20 м. Ценозообразователем мочажин является *Carex aquatilis* ssp. *stans* при незначительном участии *C. rariflora*, *C. chordorhiza*, *Eriophorum polystachion*, *Juncus arcticus*. Изредка встречаются *Comarum palustre*, *Saxifraga hirculus*, *Pedicularis albolabiata*, *Betula nana* ssp. *exilis*, *Salix reptans*. К менее переувлажненым валикам приурочены *Betula nana* ssp. *exilis*, *Cassiope tetragona*, *Pyrola* sp., *Calamagrostis holmii*, *Arctagrostis latifolia* и некоторые другие представители разнотравья. Лишайниково-моховой ярус имеет высокую степень покрытия (около 100%) и на валиках, и в центре полигонов.

[1] Образец торфа на радиоуглеродный анализ отобран на 10 см ниже кровли.

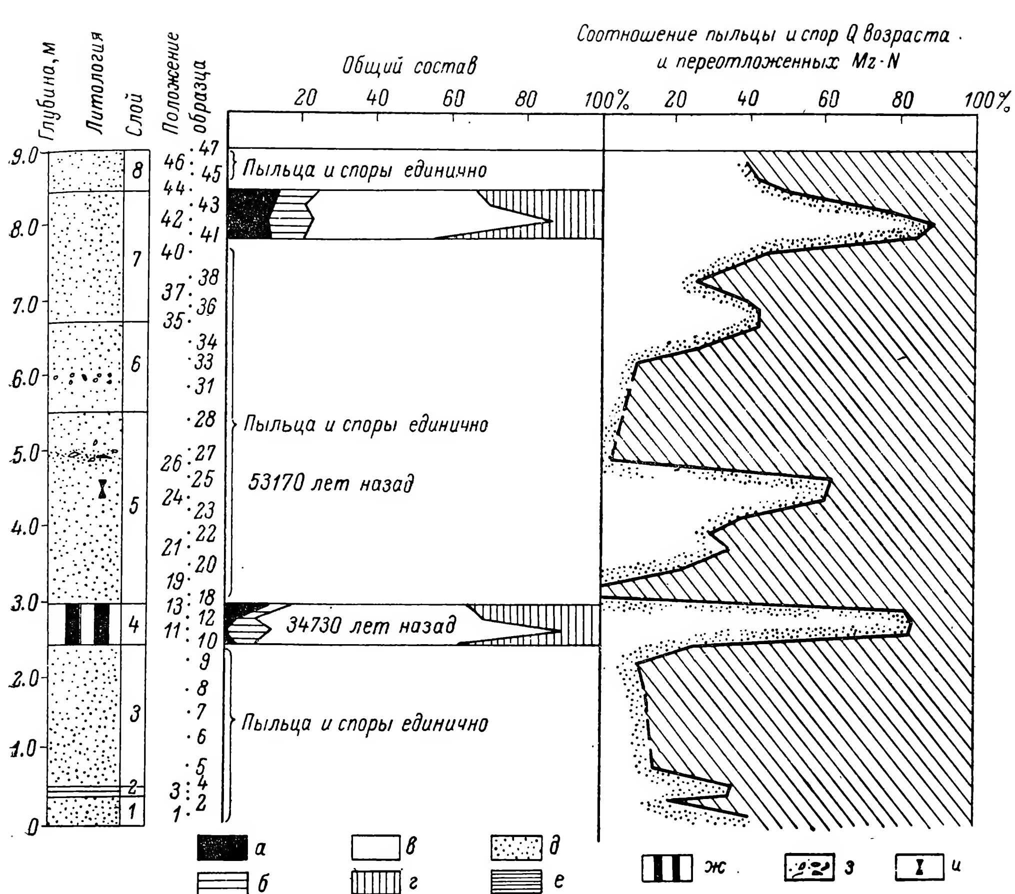


Рис. 3. Спорово-пыльцевая диаграмма верхнеплейстоценовых отложений, вмещающих останки мамонта (в 15 км от устья р. Большой Лесной Рассохи).

а — пыльца деревьев, *б* — пыльца кустарников и кустарничков, *в* — пыльца трав, *г* — споры *Bryophyta* и *Pteridophyta*, *д* — песок, *е* — глина, *ж* — торф, *з* — растительные остатки, *и* — место погребения останков мамонта.

В урочище Ары-Мас болота этого типа занимают небольшие участки поймы и днища спущенных озер высоких террас р. Новой. Подробная их характеристика была дана Б. Н. Нориным (1978).

Палинологический анализ образцов №№ 10—13 из слоя торфа (рис. 3) позволил выявить как более полный состав флоры времени образования этого слоя, так и проследить изменения в характере растительности того периода в низовьях р. Большая Лесная Рассоха.

В составе спорово-пыльцевых спектров всех этих образцов доминируют пыльца и споры четвертичного возраста (91.0—82.0%). Переотложенные пыльца и споры мезозой-неогенового возраста (*Mz—N*) составляют лишь 9.0—18.0%

В составе пыльцы и спор четвертичного возраста преобладает пыльца травянистых растений, на долю которой приходится 49.7—77.3%. Господствует в группе трав пыльца осок *Cyperaceae* gen. (75.0—79.0%); пыльца злаков *Poaceae* gen. составляет (1.5) 9.6—17.0, гвоздичных *Caryophyllaceae* — 1.0—6.2%. Единичными пыльцевыми зернами представлена пыльца следующих растений: *Juncus* sp., *Polygonum viviparum*, *P. bistorta*, *Rumex arcticus*, *Stellaria* sp., *Papaver* sp., *Tofieldia* sp., *Saxifraga nivalis*, *Saxifraga* sp., *Valeriana capitata*, *Artemisia* sp.$_1$, sp.$_2$, *Nardosmia* sp., *Ericaceae*, *Armeria arctica*, *Dryas punctata*. На споры приходится 10.5—38.0%, причем преобладают споры гипновых мхов (95.0—100.0%), но представленные не более чем тремя видами. Отмечены единичные споры *Sphagnum*

sp. (с признаками недоразвитости), *Huperzia* (*Lycopodium*) *selago*, *Lycopodium* cf. *clavatum*.

Пыльца кустарников составляет 5.0—11.0%: фактически это единичные зерна *Betula nana* ssp. *exilis*, *Betula* sp. (недоразвитые зерна, принадлежащие, вероятно, также *Betula nana* ssp. *exilis*) и ольховника *Alnus fruticosa*. Спорадически встречается пыльца ив *Salix* $sp._1$, $sp._2$.

Пыльца деревьев в образцах №№ 10—12 представлена единичными зернами *Larix* sp., *Picea obovata*, *Pinus sibirica*, *Betula* sp. ex sect. *Albae* и составляет в сумме от 0.6 до 4.3%.

Необходимо отметить, что спектры образцов № 10—12 из слоя торфа (рис. 3) близки спектрам современных полигональных болот района исследования, но отличаются по своему составу от спектров современных кустарниковых тундр. В общем составе последних доминируют споры мхов (44.4—69.0%); на долю кустарников и кустарничков приходится 17.8—23.0, пыльца травянистых растений составляет 10.5—27.0%. Несомненно принесенная ветрами из более южных районов пыльца деревьев *Pinus sibirica*, *Picea obovata*, *Betula* sp. ex sect. *Albae* составляет 2.7—4.6%. В составе спектров этих образцов встречено лишь по 1—2 пыльцевых зерна лиственницы *Larix gmelinii*, ближайшие отдельные цветущие экземпляры которой находятся на правобережье реки не менее чем в 5 км от места взятия поверхностных проб, а наиболее удаленные — в 20—25 км, в районе урочища Ары-Мас. Это дает нам основание полагать, что кустарниковые тундры — наиболее широко распространенный в этом районе тип растительности — в период образования нижней части слоя торфа (обр. №№ 10—12, рис. 3) в растительном покрове низовьев р. Большой Лесной Рассохи значительной роли не играли и были представлены, вероятно, фрагментарно. Доминировали тогда в растительном покрове этого района валиково-полигональные болота. Однако состав слагающих их видов как цветковых, так и мхов был беднее современного. Даже мхи, образующие моховой ярус, были представлены не более чем тремя видами, что подтверждает как состав макроостатков, так и состав спор.

В спектре обр. № 13 (глубина 2.85—2.90 м, рис. 3) пыльца деревьев достигает своего относительного максимума — 11.5%, хотя и представлена в пробе также единичными пыльцевыми зернами: *Larix* sp. — 6, *Picea obovata* — 7, *Pinus sibirica* — 3, *P. sylvestris* — 1, *Pinus* sp. — 1, *Betula* sp. ex sect. *Albae* — 1, *Alnus incana* — 1. Несмотря на то что среди пыльцы деревьев обр. № 13 господствует явно дальнезаносная пыльца ели, сосен, березы древовидной, количество пыльцы лиственницы в нем заметно увеличилось. Кроме того, только в спектре этого образца встречена пыльца *Menyanthes trifoliata*, споры *Lycopodium annotinum* и *Equisetum* cf. *boreale*.

Учитывая, что пыльца лиственницы сохраняется в ископаемом состоянии плохо, а также ее более низкую пыльцевую продуктивность по сравнению с другими вышеназванными деревьями, мы полагаем, что в период отложения верхней части слоя торфа в низовьях р. Большой Лесной Рассохи получали распространение осоковые лиственничные леса и редколесья. Северные границы ели и кедра сибирского были, вероятно, близки их современным северным границам. Все это свидетельствует, что климат в период образования верхней части слоя торфа в бассейне р. Большой Лесной Рассохи и на сопредельных территориях был близок современному или несколько теплее, поскольку леса, хотя, вероятно, и редкостойные, достигали ныне безлесного района, а возможно, простирались и севернее.

В урочище Ары-Мас осоковые лиственничные редколесья имеют довольно ограниченное распространение, занимая пологие (1—3°) склоны северной, северо-западной и северо-восточной экспозиций. Сомкнутость крон древесного яруса 0.15—0.20, средняя высота деревьев — 4—5 м. средний диаметр — 6—10 см. Кустарниковый ярус либо почти не развит в осоковых гилокомиево-аулокомниевых лиственничных редколесьях, либо достаточно развит (сомкнутость 0.4—0.8) и состоит из *Betula nana* ssp. *exilis*, *Salix reptans*, *S. hastata*, *S. pulchra* иногда с участием *Alnus*

fruticosa и *Ledum decumbens* в осоково-томентгипновых лиственничных редколесьях (Норин, 1978).

В спектрах образцов, отобранных из слоев 1—3, подстилающих слой торфа (рис. 3), доминируют переотложенные (*Mz—N* возраста) пыльца и споры, составляющие 59.0—92.0%. Это указывает на большую роль процессов денудации в районе исследования в период их формирования.

Пыльца и споры четвертичного возраста составляют 8.0—41.0% и представлены единичными зернами древесных пород — *Abies sibirica*, *Pinus sibirica*, *Betula* sp. ex sect. *Albae*; кустарников — *Alnus fruticosa*, *Betula nana* spp. *exilis*, *Salix* sp.; трав — *Carex* sp., *Poaceae* gen., *Artemisia* sp., *Taraxacum* sp. и др., а также небольшим количеством спор зеленых мхов *Bryales* sp., единичными спорами *Sphagnum* sp. и спорами плаунка *Huperzia selago*. Состав спектров этих образцов показывает, что времени образования слоя торфа предшествовали суровые климатические условия, когда устойчивый растительный покров в этом районе отсутствовал, что и приводило к повышенной денудации ранее отложенных толщ осадков.

Из толщи песков, лежащих выше слоя торфа (слои 5—8), отобрано для палинологического анализа 26 образцов. Для 22 образцов (№№ 18—40, 45—47) характерны: 1) слабая насыщенность пыльцой и спорами четвертичного возраста; 2) господство в спектрах переотложенных (*Mz—N* возрастов) форм (рис. 3); 3) присутствие дальнезаносной пыльцы деревьев — в основном *Pinus sibirica*, а также *Picea obovata*, *Betula* sp. ex sect. *Albae*.

Соотношение пыльцы и спор четвертичного возраста и переотложенных форм (рис. 3) в составе спектров этой толщи дает основание заключить, что для времени формирования последней характерны неустойчивые условия осадконакопления: процессы денудации то доминировали (интервал глубин 3.0—4.25 м), то стабилизировались (интервал глубин 4.25—4.75 м), то вновь доминировали (интервал глубин 5.0—7.75 м). В составе палинологических спектров образцов, отобранных в интервале глубин 3.0—3.90 м, пыльца трав *Poa* sp., *Poaceae*, *Rumex arcticus*, *Chenopodium* sp., *Dryas punctata*, *Papaver* sp., *Ericaceae* и споры мхов (*Bryales* sp.) встречаются единично. Отмечены также единичные пыльцевые зерна *Betula nana* ssp. *exilis* и *Alnus fruticosa*, тогда как дальнезаносная пыльца *Pinus sibirica* в группе древесно-кустарниковой пыльцы преобладает (7—23 пыльцевых зерна в каждом препарате).

В интервале глубин 4.0—4.75 м (где собственно и были погребены останки мамонта) в спектрах трех образцов (№№ 23—25) преобладают пыльца и споры четвертичного возраста, составляющие 62.0—65.0% от всех подсчитанных форм. Переотложенные формы *Mz—N* возраста составляют 32.0—35.0%.

В составе спектров четвертичного возраста доминируют споры (42.4—54.0%), причем господствуют споры *Huperzia selago*, отмечены единичные споры зеленых мхов *Bryales*, *Sphagnum* sp., а также *Lycopodium* sp. Пыльца трав составляет 20.0—28.0%, но представлена фактически единичными зернами таких семейств, как *Poaceae*, *Cyperaceae*, *Ericaceae*, *Caryophyllaceae*, а также видов *Polygonum bistorta*, *Rumex arcticus*, *Ranunculus* sp., *Hedysarum* sp., *Taraxacum* sp. Пыльца кустарников *Betula nana* ssp. *exilis*, *Alnus fruticosa* также встречается в виде единичных пыльцевых зерен. Дальнезаносная пыльца *Pinus sibirica* составляла от 6 до 16 зерен в каждом препарате.

В образцах, отобранных в интервале глубин 4.75—7.25 (слои 6—7) и 8.5—9.0 м, пыльца и споры либо отсутствуют совсем, либо представлены единичными зернами трав, единичными спорами мхов, а также единичными зернами дальнезаносной пыльцы кедра сибирского.

Только 4 образца (№№ 41—44) из толщи песков (слой 7, верхняя часть) достаточно насыщены пыльцой и спорами. В составе их спектров доминируют пыльца и споры четвертичного возраста (51.0—89.0%). Переотложенные пыльца и споры мезозой-неогенового возраста составляют 11.0—49.0% (рис. 3).

В составе пыльцы и спор четвертичного возраста преобладает пыльца трав — 33.8—64.1%. Доминирует в этой группе пыльца *Cyperaceae* (55.4—78.2%) и *Ericaceae*, cf. *Cassiope tetragona* (15.0—28.0%). Пыльца *Poaceae* составляет лишь 1.5—4.0%. Отмечены единичные пыльцевые зерна *Eriophorum* sp., *Juncus* sp., *Sparganium* sp., *Polygonum bistorta*, *Rumex arcticus*, *Saxifraga hirculus*, *Saxifraga* sp., *Stellaria* sp., *Caryophyllaceae*, *Dryas punctata*, *Polemonium* sp., *Ranunculus* sp., *Gentiana* sp., *Artemisia* sp. Споры *Bryophyta* и *Pteridophyta* составляют 29.6—46.1%. Среди них часто доминируют недоразвитые споры (не более трех видов) гипновых мхов (65.3—74.6%). Споры *Huperzia selago* составляют 2.0—18.4, их максимум — 52.3% — на глубине 7.80—7.85 м. Отмечены единичные споры *Sphagnum* sp., *Lycopodium clavatum* (на глубине 8.0—8.25 м составляют 8.8%). В двух образцах отмечены споры *Selaginella sibirica*. На долю кустарников *Betula nana* sp. *exilis*, *Betula* sp. ex sect. *Nanae*, *Alnus fruticosa*, *Salix* sp. приходится 9.0—12.0%; пыльца этих растений часто характеризуется признаками недоразвитости (Ананова, 1966). Пыльца деревьев *Larix* sp., *Picea obovata*, *Pinus sibirica*, *Betula* sp. ex sect. *Albae* составляет в сумме 11.0—13.0%.

Спектры каждого из этих четырех образцов по своему составу очень близки спектру образца, отобранного из верхней части слоя торфа, отличаясь от него лишь большим содержанием пыльцы вересковых. Соотношение основных компонентов, ход кривых общего состава пыльцы и спор, состав палинофлор образцов, отобранных в интервале глубин 7.75—8.5 м, указывают, что в период их формирования на исследуемой территории получали распространение кассиопово-осоковые и осоково-кассиоповые лиственничники.

Состав выше охарактеризованных палинологических спектров образцов 18—23 (слой 3, рис. 3) свидетельствует, что времени гибели мамонта предшествовали очень суровые условия. Исследованная территория представляла собой тогда пространства, либо совсем лишенные растительного покрова, либо он был настолько разреженным, что приток продуцируемых единичными растениями пыльцы и спор в породы, на которых они произрастали, был исключительно низким. Слабо задернованные или совсем лишенные растительного покрова грунты были подвержены денудации в летний период, когда активизировалось таяние снега и мерзлых грунтов. Об этом со всей очевидностью свидетельствует высокий процент переотложенных форм в спектрах (рис. 3). Тогда в этом районе, вероятно, преобладали группировки полярнопустынного типа, в настоящее время распространенные на Таймыре лишь в районе мыса Челюскин (Матвеева, 1979). Покрытие грунтов растениями колеблется здесь от 0 до 10—15%. Цветковые растения встречаются единично. В сложении растительного покрова участвует не более 10 видов цветковых. Число видов мхов в сообществах не превышает 5—12, но обычно доминирует один вид. Только июль и август имеют здесь положительные температуры (1.5—0.8°), но и в эти месяцы, по данным Н. В. Матвеевой, температура нередко падает ниже 0°.

В период гибели мамонта в этом районе, как свидетельствует соотношение пыльцы и спор четвертичного возраста и переотложенных (рис. 3), процессы денудации стабилизируются, что было обусловлено, помимо других причин, увеличением сомкнутости растительного покрова. Тогда здесь получали распространение лугоподобные злаково-разнотравные группировки с участием в травостоях *Poa* sp., *Poaceae* gen., *Cyperaceae* gen., *Polygonum bistorta*, *Rumex arcticus*, *Caryophyllaceae* gen., *Ranunculus* sp., *Ranunculaceae* gen., *Papaver* sp., *Hedysarum*, sp., *Valeriana capitata*, *Artemisia* sp., *Asteraceae* gen., *Huperzia selago* и др., занимающие пологие склоны южных, юго-западных и юго-восточных экспозиций; берега рек и озер были заняты осоково-злаковыми сообществами. Кустарники *Betula nana* ssp. *exilis* и *Alnus fruticosa* так же, как и мхи, в составе растительного покрова большой роли не играли, о чем свидетельствует малое количество пыльцы

и спор этих растений в спектрах, характеризующих время формирования слоев, вмещающих останки мамонта.

Время захоронения мамонта определяется в 53 170 лет (ЛУ-1057), а нижележащий слой торфа датируется в 34 730 лет (ЛУ-1184). Такое парадоксальное на первый взгляд стратиграфическое положение более молодых по возрасту пород ниже более древних в одном обнажении объясняется условиями формирования долины р. Большой Лесной Рассохи в верхнем плейстоцене и голоцене. Долина этой реки имеет северо-восточное простирание и параллельна многим рекам Северо-Сибирской низменности, таким как Дудыпта, Боганида и др. Как правый приток р. Новой она практически располагается на одной линии северо-восточного простирания с левым притоком р. Новой — Захаровой Рассохой в ее нижнем течении, что отражает тектоническую предопределенность речной системы. Речная сеть центральной части Северо-Сибирской низменности приобрела в верхнем плейстоцене очертания, близкие к современным, и характеризуется идентичным комплексом террас.

В бассейне р. Большой Лесной Рассохи отчетливо выявляется ступенчатость рельефа. Ряд геоморфологических уровней хорошо прослеживается от русла до водораздельной грядово-холмистой равнины: низкая (до 2 м) и высокая (3—6 м) поймы, I надпойменная терраса (8—12 м), II надпойменная терраса (16—20 м), III надпойменная терраса, а по существу озерно-аллювиальная равнина (40—50 м), поверхности выравнивания IV (80—100 м) и V (120—180 м) ярусов рельефа. Современная долина р. Большой Лесной Рассохи имеет три цикловых уровня — пойму и две надпойменные террасы, которые в нижнем течении плавно переходят в аналогичные поверхности долины р. Новой. Весь долинный комплекс террас р. Большой Лесной Рассохи вложен в озерно-аллювиальную равнину, условно называемую III надпойменной. Последняя в свою очередь прислонена к террасам более высокого геоморфологического уровня (80—180 м), сложенным с поверхности отложениями среднего и верхнего плейстоцена.

Обычно весь комплекс террас по одному поперечному профилю — на двух противоположных склонах долины одновременно — наблюдается крайне редко, так как река подмывает то левый, то правый берег, соответственно размывая нижележащие молодые террасы: I, II и даже III. В этом случае за счет размыва и переотложения рыхлого материала на противоположном берегу реки формируются особенно широкие пойменные террасы.

В нижнем течении р. Большой Лесной Рассохи широкие пойменная и I надпойменная террасы расположены на правом ее берегу, а на левом подмываются уступы II и III надпойменных террас. Серия останцов этих террас на правобережье р. Большой Лесной Рассохи близ обнажения № 1 хорошо просматривается на аэрофотоснимках и крупномасштабных топографических картах.

Обнажение № 1, где вскрывается слой торфа (слой 4), выше которого залегал мамонт (слой 5), представляет собой уступы останцов II и III надпойменных террас, резко сближенных между собой благодаря подмыву и разрушению второй террасы. К настоящему времени вторая (каргинская) терраса оказалась здесь практически разрушенной, в связи с чем на дневную поверхность вышли слои зырянского времени, вмещающие останки мамонта. От террасы каргинского времени у места захоронения осталась узкая ступень (шириной 1.5—2.0 м), почти не выделяемая в обнажении, но отчетливо маркируемая карнизом торфа (рис. 4, линия $A—A_1$), и, возможно, небольшая толща песков в интервале глубин 7.75—8.50 м (слой 7, верхняя часть), судя по характеру палинологических спектров. Лежащие над слоем торфа отложения были разрушены при раскопках струями воды мотопомпы и в процессе зачистки обнажения при отборе проб на палинологический анализ.

Таким образом, у места погребения мамонта к уступу останца более древней, III террасы прислонен только узкий притыловой фрагмент II террасы, а вышележащая над торфом часть разреза вскрывает отложения

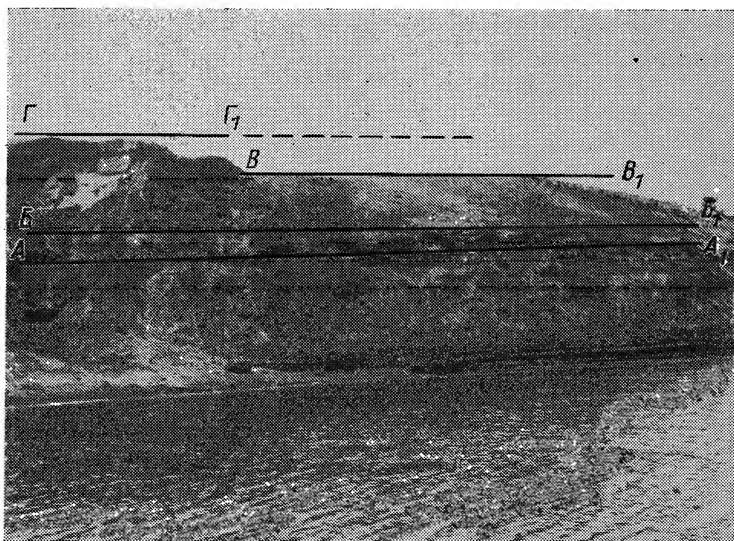


Рис. 4. Геолого-геоморфологическая интерпретация обнажения № 1.
A—A_1 — кровля слоя 4 (торф): $Б$—$Б_1$ — тыловой шов II надпойменной террасы; $В$—$В_1$ и $Г$—$Г_1$ — останцовые поверхности III террасы.

III террасы и, естественно, имеет более высокое значение радиоуглеродной датировки, чем торф. Накопление торфа по времени (34 730 лет назад) совпадает с малохетской фазой (42 000—35 000 лет назад) каргинского потепления по схеме Н. В. Кинд (1974), т. е. относится к концу второго теплого интервала внутри каргинского межледниковья.

Каргинские отложения накапливались на разных абсолютных отметках, но наилучшие условия для их аккумуляции в континентальном режиме и последующего размыва были в долинах рек центральной части Северо-Сибирской низменности, не испытывавшей существенного покровного оледенения в сартанское время. Мы уже отмечали, что формирование долины р. Новой в сартанское время происходило при резком понижении базиса эрозии, сопровождалось подрезанием и разрушением каргинской террасы, вскрывая глубокие горизонты ранее отложенных осадков (Белорусова, Украинцева, 1980). Этот размыв, продолжавшийся и в голоцене, был настолько интенсивным и глубоким, что практически уничтожил каргинскую террасу в районе находки мамонта.

Литологический состав слоя 5 (рис. 3), в котором обнаружен мамонт, фиксирует аккумуляцию в условиях повышенного размыва. Наличие угольной крошки, обрывки органики в слое 5, а также небольшая насыщенность образцов пыльцой и спорами четвертичного возраста, и вместе с тем высокий процент переотложенных форм (Mz—N возраста) свидетельствуют об интенсивности эрозионных процессов, разреженности растительного покрова и похолодании.

Учитывая датировку гибели мамонта и его географическое положение в центре Северо-Сибирской низменности, можно сказать, что находка представляет огромный палеогеографический интерес. Время захоронения датируется зырянским похолоданием, когда ледники (преимущественно горно-долинные) спускались с гор Бырранга и Путорана, не смыкаясь в центре Северо-Сибирской низменности. Водораздельные равнины в бассейне р. Большой Лесной Рассохи по палинологическим данным были в это время открытыми пространствами с разреженным растительным покровом, а в перигляциальный растительный комплекс долины реки входили луго-

подобные злаково-разнотравные группировки и осоково-злаковые сообщества по берегам реки и озер.

Итак, проведенными комплексными исследованиями в связи с находкой останков мамонта в бассейне р. Большой Лесной Рассохи установлено:

1. Гибель животного — старого мамонта, по заключению Н. К. Верещагина (Арсланов и др., 1980), приходится на зырянское время, что подтверждено не только радиометрическими данными, но и геолого-геоморфологическим анализом территории в районе захоронения погибшего животного.

2. Обнажение № 1, где вскрывается слой торфа, выше которого залегал мамонт, представляет собой уступы останцов II и III террас, резко сближенных между собой благодаря подмыву и разрушению II террасы.

3. Полученная палинологическая характеристика зырянского комплекса отложений, вмещающих останки мамонта, показывает, что времени его гибели предшествовал суровый климат, обусловивший бедность флоры цветковых растений и мхов, а также разреженность растительного покрова. В этот период на исследуемой территории получили распространение группировки полярнопустынного типа. В период гибели мамонта — 53 170 лет назад — в бассейне р. Большой Лесной Рассохи были распространены лугоподобные злаково-разнотравные группировки, а по берегам реки и озер — осоково-злаковые сообщества, которые служили пастбищами животным мамонтового фаунистического комплекса.

4. В районе находки мамонта терраса каргинского времени практически разрушена. От нее остался очень узкий карниз (шириной 1.5—2.0 м), отчетливо маркируемый карнизом торфа, и, возможно, небольшой слой песков (слой 7, верхняя часть, глубина 7.75—8.50 м), судя по характеру палинологических спектров (рис. 3).

5. Образование слоя торфа завершилось 34 730 лет назад, т. е. в последние этапы второго теплого интервала каргинского времени. В период образования нижней части слоя торфа на исследуемой территории получили, вероятно, широкое распространение валиково-полигональные болота. Отложение верхней части слоя торфа происходило в более благоприятных климатических условиях, близких современным условиям территории урочища Ары-Мас. На этом этапе в низовьях р. Большой Лесной Рассохи уже получили распространение осоковые лиственничные леса.

ЛИТЕРАТУРА

Ананова Е. Н. (1966). О недоразвитой пыльце в плейстоценовых отложениях. В кн.: Бюл. комис. по изуч. четвертич. периода, № 32. М., Наука. — Арсланов Х. А., Верещагин Н. К., Лядов В. В., Украинцева В. В. (1980). О хронологии каргинского межледниковья и реконструкции ландшафтов Сибири по исследованиям трупов мамонтов и их спутников. В кн.: Геохронология четвертичного периода. М., Наука. — Ары-Мас. Природные условия, флора и растительность самого северного в мире лесного массива. (1978). Л., Наука. — Белорусова Ж. М. (1978). Геология и геоморфология. В кн.: Ары-Мас. Природные условия, флора и растительность самого северного в мире лесного массива. Л., Наука. — Белорусова Ж. М., Украинцева В. В. (1980). Палеогеография позднего плейстоцена и голоцена бассейна реки Новой на Таймыре. Бот. ж., 65, 3. — Кинд Н. В. (1974). Приенисейская Сибирь (поздний плейстоцен и голоцен). В кн.: Геохронология СССР, 3. Л., Недра. — Матвеева Н. В. (1979). Структура растительного покрова полярных пустынь полуострова Таймыр (мыс Челюскин). В кн.: Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л., Наука. — Норин Б. Н. (1978). Растительный покров урочища Ары-Мас. В кн.: Ары-Мас. Природные условия, флора и растительность самого северного в мире лесного массива. Л., Наука. — Толмачев А. И. (1960). Арктическая флора СССР. Л., Наука. — Украинцева В. В., Кожевников Ю. П. (1981). Растительный покров района находки таймырского мамонта (юго-восточный Таймыр, р. Большая Лесная Рассоха). Бот. ж., 66, 7.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград,
Ленинградский государственный университет,
Ленинградский педагогический институт.

Получено 26 I 1981.

УДК 581.132

М. Б. Митина

СВЕТОВЫЕ КРИВЫЕ ФОТОСИНТЕЗА ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ ДУБРАВЫ

M. B. MITINA. LIGHT CURVES OF PHOTOSYNTHESIS OF THE HERBACEOUS PLANTS OF THE OAK-GROVE

Изучали зависимость интенсивности фотосинтеза от света в сезонной динамике у сныти *Aegopodium podagraria* и копытня *Asarum europaeum*. Исследования проведены в широколиственной дубраве учлесхоза «Лес на Ворскле» (Борисовка, Белгородской обл.). Показано, что световые кривые фотосинтеза исследованных видов изменяются в течение вегетационного периода. В весеннее и летнее время характер световых кривых фотосинтеза соответствует условиям освещенности травостоя под пологом леса. Осенью световые кривые имеют «световой» тип, несмотря на низкий уровень природной освещенности. Изменение характера световых кривых фотосинтеза травянистых растений широколиственной дубравы в сезоне (от «светового» типа к «теневому» и вновь к «световому») представляет собой годичную ритмику, которая является результатом адаптации этих видов к жизни под пологом леса.

Свет является одним из главных факторов, обеспечивающих основной процесс жизнедеятельности растений — фотосинтез. Действие света на растение сложно и многообразно. Первую попытку анализа физиологических путей адаптации растений к условиям освещенности сделал В. Н. Любименко (1906; Любименко, Форш, 1923), став основоположником современных направлений в изучении светолюбия растений. Одной из характеристик светолюбия растений H. Lundegardh (1921) и Любименко (1935) предложили считать световую кривую наблюдаемого фотосинтеза: если интенсивность фотосинтеза растения значительно возрастает с увеличением света, то такое растение можно считать светолюбивым. Именно Любименко впервые разделил все растения на светолюбивые и теневыносливые, а затем выделил и промежуточные группы.

Однако оказалось, что один и тот же вид при выращивании в разных условиях освещения обнаруживает разную реакцию на свет. Впервые это явление было описано Л. А. Ивановым и Н. Л. Коссович (1930, 1932). Им удалось показать различие световых кривых фотосинтеза листьев в верхней и нижней частях кроны дерева. R. Harder (1933) обнаружил подобную реакцию на изменение световых условий у водных растений, а E. Wassink с сотрудниками (1956) подробно описали ее на примере явора. К настоящему времени накопилось достаточно много фактов, на основании которых можно сказать, что отношение к световому фактору у одного и того же вида и даже одного и того же растения варьирует в зависимости от условий произрастания, а их световые кривые фотосинтеза не остаются одинаковыми и изменяются в зависимости от условий освещения. По данным ряда исследователей (Björkman, Holmgren, 1963; Осипова, 1965; Малкина и др., 1970; Gauhl, 1971—1972), способность к перестройке световых кривых фотосинтеза сильно варьирует у различных экологических рас одного и того же вида. G. Evans и A. Hughes (1961) считают, что для адаптации ассимиляционного аппарата к новым световым условиям достаточно одной недели, Harder (1933) указывает срок в 7—10 дней. Очень быстрые изменения световых кривых фотосинтеза на протяжении одного дня наблюдала С. Н. Чмора (1966, 1967), хотя угол наклона кривой при этом оставался постоянным. Поэтому ряд исследователей (Blackman, Wilson, 1951; Burnside, Böhning, 1957; Вознесенский и др., 1965, и др.) пришли к выводу, что по световым кривым фотосинтеза трудно судить о светолюбии вида и в одинаковых условиях разные виды могут давать разные световые кривые фотосинтеза (Глаголева, 1962, 1963).

Исходя из косвенных показателей, а именно — сезонной динамики интенсивности фотосинтеза проблема светолюбия широко обсуждается на примере дубравных травянистых растений, живущих в условиях резких

изменений освещенности в сезоне (Daxer, 1934; Löhr, 1952; Lieth, Ashton, 1961; Löhr, Hansen, 1963; Bethke et al., 1965; Sparling, 1967; Горышина, 1969; Митина, 1969; Горышина, Митина, 1974). Фотосинтез травянистых растений дубравы характеризуется высоким уровнем в светлое весеннее время и низким — в условиях летнего затенения древесным пологом (Горышина, 1969, 1975; Митина, 1969; Горышина, Митина, 1974). Является ли снижение фотосинтеза летом ситуационным, т. е. вызванным уменьшением солнечной радиации, и не закрепляется в эндогенной ритмике, или в это время изменяется отношение к свету у самих растений — на этот вопрос можно ответить лишь с помощью анализа световых кривых фотосинтеза, полученных в разные периоды сезона вегетации растений.

В литературе имеется несколько работ, выполненных на травянистых растениях широколиственных лесов. И. С. Малкина (1966; Малкина и др., 1970) измеряла световые кривые фотосинтеза дубравных растений Подмосковья: медуницы *Pulmonaria officinalis*, копытня *Asarum europaeum* и осоки волосистой *Carex pilosa* весной и летом. Оказалось, что величина светового насыщения фотосинтеза у исследованных видов весной значительно выше, чем летом и осенью, т. е. весной им необходимо гораздо большее количество света для обеспечения ассимиляционной деятельности на максимальном уровне, чем в летнее время. Подобные исследования провел M. Morgan (1971) на двулетнике *Hydrophyllum appendiculatum*, произрастающем под пологом кленовых лесов Северной Америки. Световые кривые фотосинтеза у этого вида также зависят от фазы развития растений и изменяются в течение сезона вегетации. H. Kojama и S. Kawano (1973) обнаружили «световой» тип кривой фотосинтеза в весеннее время и «теневой» в летнее у *Majanthemum dilatatum*, произрастающего под пологом смешанных широколиственных лесов на о. Хонсю.

Материал и методы

Настоящая работа проведена на двух видах травянистых растений 250-летней высокоствольной дубравы (Борисовка Белгородской обл.) в фитоценозе липо-дубняк осоково-снытовый, неоднократно описанной в литературе (Карандина, 1949; Нешатаев и др., 1974, и др.). Оба вида — сныть *Aegopodium podagraria* и копытень *Asarum europaeum* являются типичными представителями травостоя дубовых лесов. Сныть господствует под пологом леса. Она относится к феноритмотипу летневегетирующих растений, имеющих несколько генераций листьев в течение сезона, отмирающих к зиме. Копытень встречается реже, но также является весьма обычным растением. Этот вид относится к феноритмотипу вечнозеленых растений, листья которых появляются весной, растут и уходят зелеными под снег. После перезимовки они вновь активно фотосинтезируют и отмирают к середине лета. Продолжительность жизни листа копытня составляет 14—16 месяцев (Митина, Антонова, 1974; Горышина, 1974).

У сныти весеннему световому периоду соответствуют листья весенней генерации, а летнему, теневому — листья летней генерации (в начале своего развития они частично захватывают и весеннее светлое время). У копытня один и тот же лист функционирует в течение полных двух весенних световых периодов и одного летнего (теневого) и, следовательно, в наибольшей степени испытывает действие контрастных условий освещения, которые являются отличительной чертой микроклимата под пологом широколиственных лесов (Горышина, Нешатаев, 1960, 1974).

Для получения световых кривых фотосинтеза сныти и копытня использовался радиометрический метод определения фотосинтеза (Заленский и др., 1955; Вознесенский и др., 1965) в различных вариантах контролируемых условий освещения. Инженер БНИИ ЛГУ С. М. Трофимов создал листовую камеру, состоящую из 5 отсеков, что позволяло при ступенчатом затенении получить одновременно 5 точек на световой кривой фотосинтеза. Затенение производилось при помощи марлевых фильтров различной

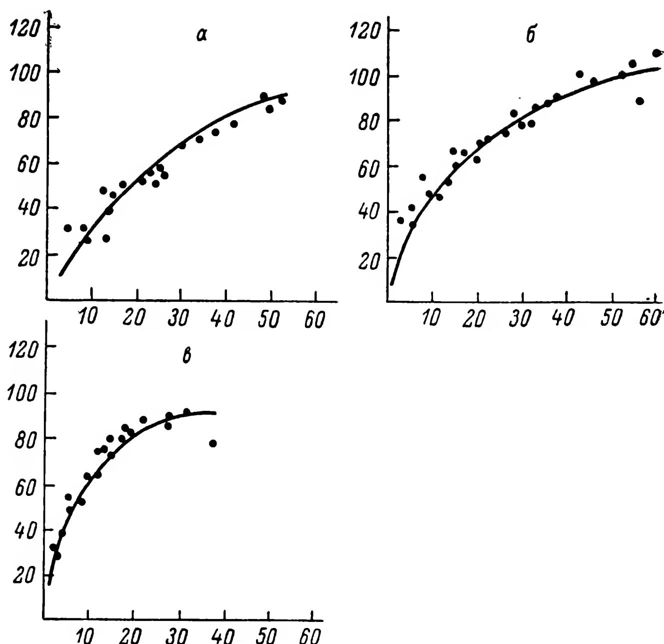


Рис. 1. Зависимость от света потенциальной интенсивности фотосинтеза весенних листьев сныти.

Здесь и на рис. 2—7 *на оси абсцисс* — освещенность, тыс. лк; *на оси ординат* — интенсивность фотосинтеза, мг CO_2/г сух. в.·ч. *а* — 23 апреля, температура воздуха 13—14° С; *б* — 28 апреля, 21—22°; *в* — 15 мая, 20—21°.

плотности, которые во избежание перегрева в камере смачивались водой.

Измерения проводили в безоблачную или малооблачную погоду от 10 до 13 ч — в момент наивысшей суточной активности фотосинтеза исследуемых видов. Освещенность измеряли люксметром Ю-16 ежеминутно во время экспозиции и затем усредняли. Для каждой экспозиции измеряли температуру воздуха в камере с помощью термопар и окружающего воздуха — психрометром Ассмана. Каждая тока световых кривых является средней из четырех измерений. Экспозиция в токе $C^{14}O_2$ составляла 10 минут. Интенсивность фотосинтеза измерялась в мг CO_2, поглощенных 1 г сух. веса листа в час.

Результаты исследования

Характеристика световых кривых фотосинтеза сныти и копытня

С н ы т ь. Световые кривые фотосинтеза сныти изменяются в течение сезона вегетации и у весенних, и у летних листьев. Фотосинтез молодых, только что развернувшихся листьев, живущих в условиях достаточного освещения и низких температур воздуха (13—14° С), достигает максимальной интенсивности при освещенности около 50 тыс. лк и составляет 90 мг CO_2/г сух. в·ч. (рис. 1, *а*). С увеличением температуры воздуха до 21—22° точка насыщения фотосинтеза светом остается в пределах 50 тыс. лк, а максимальная интенсивность фотосинтеза увеличивается до 110 мг CO_2/г сух. в.·ч. (рис. 1, *б*). Угол наклона световой кривой (при одинаковом масштабе изображения) не меняется и остается небольшим. В середине мая, с развитием листвы у подроста и деревьев, перед началом отмирания весенних листьев сныти световая кривая изменяет свою форму (рис. 1, *в*). Величина насыщения фотосинтеза светом снижается до 20 тыс. лк. Угол на-

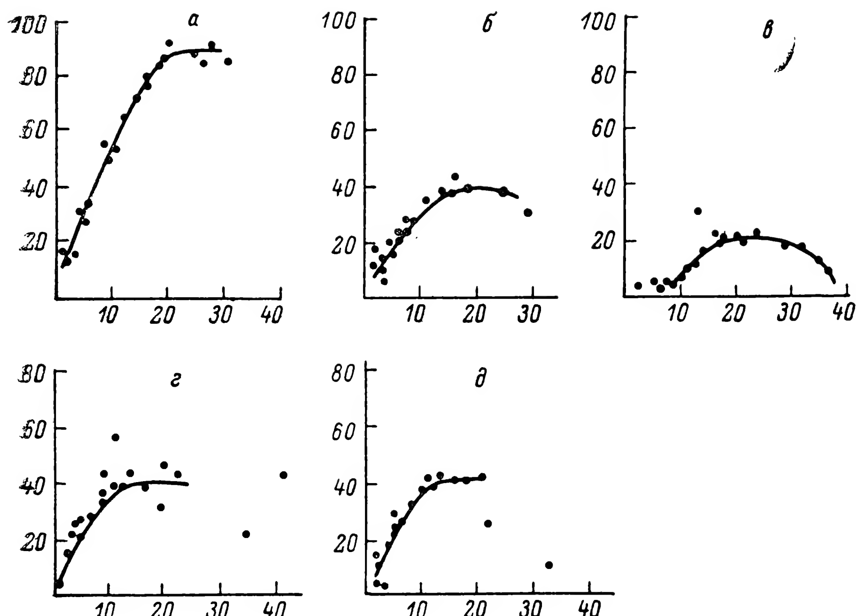


Рис. 2. Зависимость от света потенциальной интенсивности фотосинтеза летних листьев сныти. На осях то же, что на рис. 1.

а — 13 мая, температура воздуха 23—24°; *б* — 8 июня, 24—25°; *в* — 21 июня, 21—23°; *г* — 25 июня, 20—22°; *д* — 10 июля, 22—23°.

клона при этом увеличивается. Интенсивность фотосинтеза еще остается на высоком уровне. К июню весенние листья отмирают.

Появляющиеся летние листья сныти, как и отмирающие весенние, вегетируют в условиях развивающегося древесного полога. Молодые летние листья в это время имеют световую кривую фотосинтеза, по всем параметрам сходную с майской кривой весенних листьев, завершающих свою вегетацию (рис. 2, *а*). В июне—августе летние листья сныти, произрастающие в условиях затенения под пологом леса, имеют сходный характер световой зависимости фотосинтеза (рис. 2, *б*—*д*). Угол наклона значительно больше, чем в весеннее время, величина светового насыщения составляет 10—20 тыс. лк., а максимальная интенсивность фотосинтеза колеблется от 20 до 40 мг CO_2/г сух. в.·ч. Конец вегетации летних листьев наступает в сентябре, когда световой режим под пологом леса постепенно изменяется от летнего затенения к осеннему осветлению, связанному с листопадом. При этом температура воздуха в середине дня остается довольно высокой (18—20°).

В начале сентября, задолго до осеннего осветления, световая кривая фотосинтеза летних листьев изменяет свою форму. Значительно уменьшается угол наклона кривой, который становится равным углу весенних кривых. Величина светового насыщения фотосинтеза увеличивается до 30 тыс. лк. Несколько повышается и максимальная интенсивность фотосинтеза (до 40 мг CO_2/г сух. в.·ч), хотя в общем она остается на низком уровне (рис. 3, *а*). В конце сентября световая кривая сохраняет свои параметры (рис. 3, *б*).

К о п ы т е н ь. Световые кривые фотосинтеза копытня изменяются в течение сезона так же, как у сныти. Старые, перезимовавшие листья в весеннее время сначала имеют кривую пологой формы с небольшим углом наклона. Величина светового насыщения фотосинтеза равняется 40 тыс. лк, максимальная интенсивность фотосинтеза — 40 мг CO_2/г сух. в.·ч (рис. 4, *а*). В дальнейшем, по мере освобождения старых листьев из-под подстилки при оптимальной температуре воздуха потенциальная интенсивность фотосинтеза достигает 70—80 мг CO_2/г сух. в.·ч (Горышина, Митина, 1974).

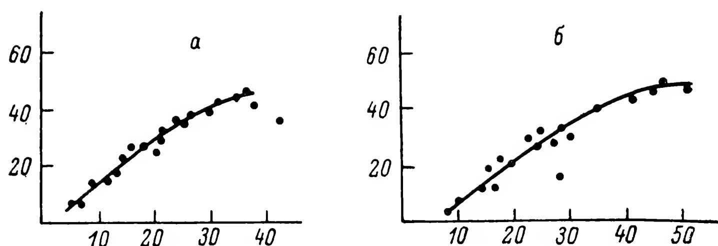


Рис. 3. Зависимость от света потенциальной интенсивности фотосинтеза летних листьев сныти осенью. На осях то же, что на рис. 1.

а — 8 сентября, 18—20°; *б* — 22 сентября, 18—20°.

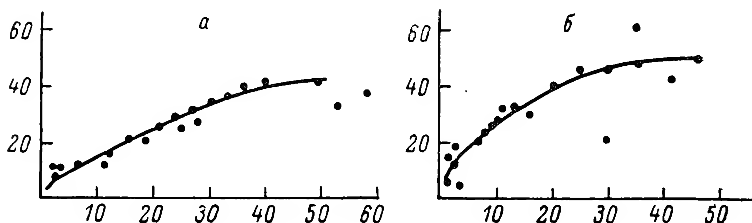


Рис. 4. Зависимость от света потенциальной интенсивности фотосинтеза перезимовавших листьев копытня весной. На осях то же, что на рис. 1.

а — 22 апреля, 22—23°; *б* — 30 апреля, 11—13°.

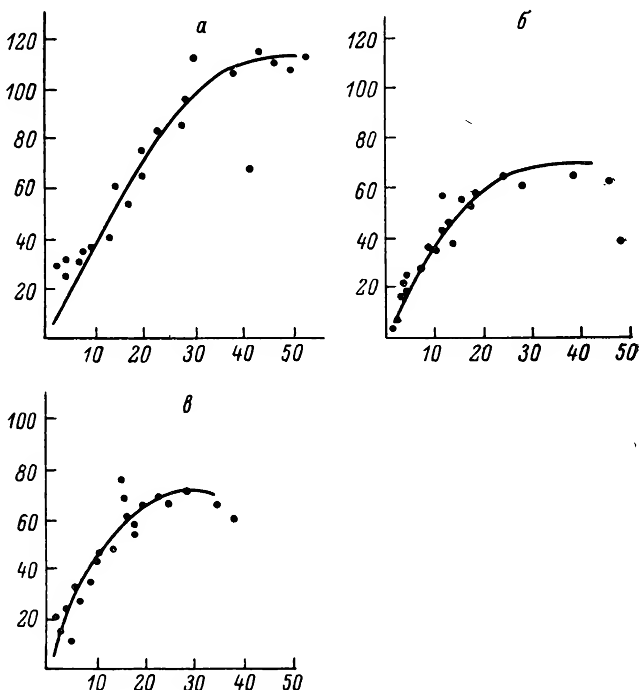


Рис. 5. Зависимость от света потенциальной интенсивности фотосинтеза молодых листьев копытня весной. На осях то же, что на рис. 1.

а — 1 мая, 13—15°; *б* — 18 мая, 20—21°; *в* — 24 мая, 24—25°.

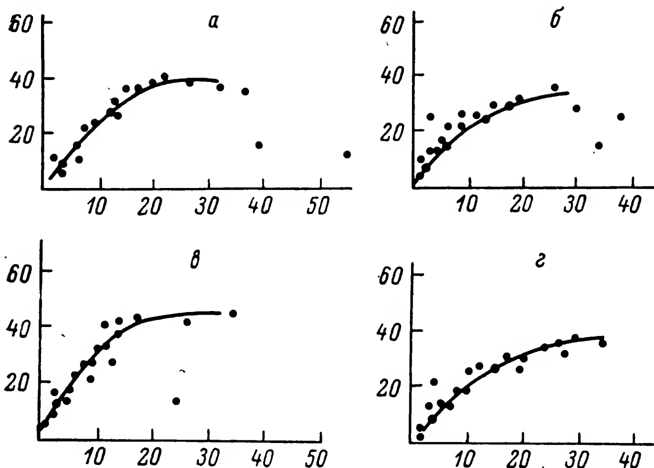


Рис. 6. Зависимость от света потенциальной интенсивности фотосинтеза листьев копытня летом. На осях то же, что на рис. 1.

а — 21 июня, 22—23°; *б* — 24 июня, 23—24°; *в* — 10 июля, 18—20°; *г* — 1 августа, 21—22°.

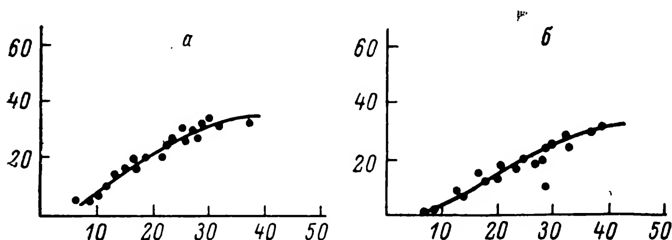


Рис. 7. Зависимость от света потенциальной интенсивности фотосинтеза листьев копытня осенью. На осях то же, что на рис. 1.

а — 8 сентября, 18—20°; *б* — 22 сентября, 18—20°.

При понижении температуры воздуха, которое часто наблюдается в весеннее время, была получена световая кривая фотосинтеза, несколько отличающаяся от предыдущей. Несмотря на снижение температуры, угол наклона немного увеличился, а максимальная интенсивность фотосинтеза возросла до 50 мг CO_2/г сух. в.·ч. Величина светового насыщения снизилась до 25—30 тыс. лк (рис. 4, *б*).

Фотосинтез молодых листьев копытня, только что раскрывших свои листовые пластинки, в начале мая достигает высокой интенсивности — 110—120 мг CO_2/г сух. в.·ч при насыщающей освещенности выше 35—40 тыс. лк. При этом угол наклона световой кривой значительно выше, чем у перезимовавших листьев (рис. 5, *а*).

По мере развития древесного полога во второй половине мая у световых кривых фотосинтеза молодых листьев копытня еще более увеличивается угол наклона. Величина светового насыщения фотосинтеза падает до 20—25 тыс лк, а максимальная интенсивность фотосинтеза снижается до 65—70 мг CO_2/г сух. в.·ч (рис. 5, *б*, *в*).

В летнее время в условиях сильного затенения световые кривые фотосинтеза молодых листьев копытня имеют довольно большой угол наклона. Выход скорости фотосинтеза на плато происходит при освещенности около 15 тыс. лк, а сама интенсивность фотосинтеза не превышает 30—40 мг CO_2/г сух. в.·ч (рис. 6, *а*—*г*). Осенью, в сентябре, вновь происходит изменение формы световых кривых фотосинтеза. Угол наклона кривой значительно уменьшается. Величина насыщения фотосинтеза светом увеличивается до 30—40 тыс. лк. Максимальная интенсивность фотосинтеза в осеннее время остается на уровне 30 мг CO_2/г сух. в.·ч (рис. 7, *а*, *б*).

В общем сезонная динамика отношения к свету у сныти и копытня оказывается сходной, несмотря на то что эти виды относятся к разным феноритмотипам.

Обсуждение результатов

Для того чтобы оценить полученные данные, сравним сезонные изменения световых кривых фотосинтеза с динамикой освещенности под пологом леса, а также с сезонным ходом интенсивности фотосинтеза этих растений.

Величина насыщения фотосинтеза светом у сныти и копытня и сезонная динамика освещенности под пологом леса

Вегетация сныти и копытня под пологом леса происходит в условиях меняющейся освещенности. Насколько совпадают эти естественные условия освещения травостоя дубравы с отношением исследуемых видов к свету, можно определить путем сопоставления естественного уровня освещенности с сезонными изменениями величины насыщения фотосинтеза светом. Из рис. 8, *А* и *Б* видно, что в весеннее время до распускания древесного полога освещенность травостоя максимальна и равняется 50—70 тыс лк. Именно при такой освещенности у сныти наблюдается максимальный уровень фотосинтеза. У копытня максимальная интенсивность фотосинтеза достигается при освещенности 30—40 тыс. лк.

В летнее время при полном развитии древесного полога интенсивность солнечной радиации, проникающей к травяному покрову, очень невелика и составляет всего 0.5—1 тыс. лк. В то же время, судя по световым кривым, для максимального фотосинтеза необходима освещенность в 10—20 тыс. лк.

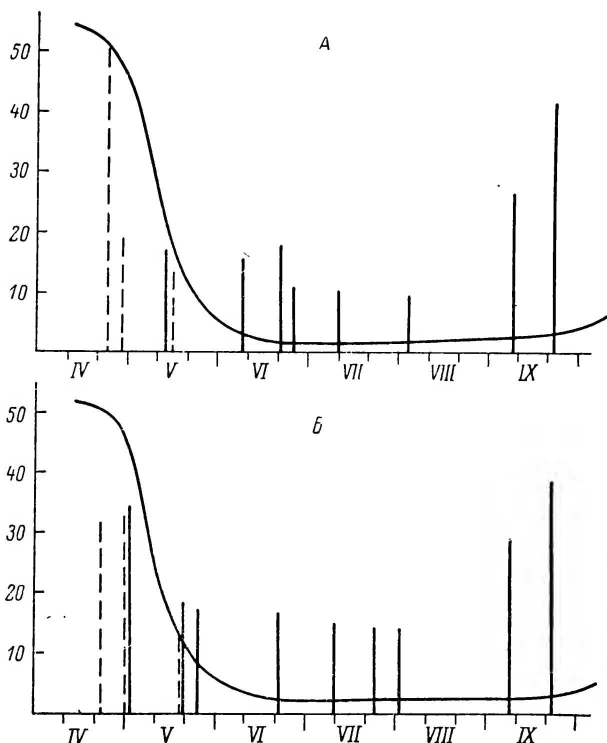


Рис. 8. Величина насыщения фотосинтеза светом у сныти (*А*) и копытня (*Б*) и ход освещенности под пологом леса в течение вегетационного периода.

На оси абсцисс — месяцы; *на оси ординат* — освещенность, тыс. лк. *Вертикальные линии* — величины насыщения фотосинтеза светом, *штриховые* — для весенних листьев, *сплошные* — для летних; *кривая* — ход освещенности.

И, наконец, в осеннее время, когда начинается осветление нижних ярусов растительности, связанное с листопадом у деревьев, когда листья сныти начинают отмирать, а копытень готовится к перезимовке, эти виды неожиданно активно, по-весеннему реагируют на свет, причем проявляется такая реакция задолго до листопада. Для ассимиляционной деятельности на максимальном уровне в это время и сныти, и копытню необходима освещенность около 40 тыс. лк., хотя сама максимальная интенсивность фотосинтеза невелика. Освещенность же под пологом леса в это время близка к летней и составляет 2—5 тыс. лк.

Таким образом, возможность использования света и существующие условия освещенности для исследуемых растений совпадают лишь в весеннее время. Летом эти возможности, хотя и весьма сниженные по сравнению с весенними (40—50 тыс. лк весной и 10—15 тыс. лк летом), остаются не обеспеченными. 1—2 тыс. лк в летнее время составляют лишь 10% от оптимального уровня освещенности. Наибольший разрыв между этими двумя величинами наблюдается осенью, когда для обеспечения фотосинтеза на максимальном уровне необходима освещенность около 40 тыс. лк, а в природе растения получают лишь 2—5 тыс. лк.

Такая же закономерность наблюдается, если посмотреть, как меняется угол наклона (при одинаковом масштабе изображения) у световых кривых в течение сезона вегетации. Известно, что большой угол характеризует способность ассимиляционного аппарата растений работать с высокой интенсивностью при низкой освещенности и тем самым указывает на теневыносливость этих растений. Как видно из рис. 1—7, у сныти и у копытня происходит увеличение угла наклона световой кривой в теневой фазе леса по сравнению со снижением его в осеннее время до весеннего уровня. Иными словами, в летнее время с недостаточной освещенностью под пологом леса эти виды становятся значительно теневыносливее, чем в весеннее время. Осенью оба вида реагируют на свет так же, как весной.

Максимальный уровень фотосинтеза при насыщающем свете и сезонная динамика фотосинтеза под пологом леса

Потенциальная интенсивность фотосинтеза сныти и копытня при естественном освещении непостоянна в течение сезона вегетации. В весеннее время под пологом леса интенсивность фотосинтеза этих видов достигает наибольших величин (до 100—110 мг CO_2/г сух. в.·ч), летом не превышает 10—15 мг CO_2/г сух. в.·ч, а осенью близка к летним величинам (Митина, 1969). Максимальная интенсивность потенциального фотосинтеза при насыщающем свете также изменяется у сныти и копытня в сезоне вегетации (рис. 9, *А*, *Б*). В весеннее время максимальные величины фотосинтеза при насыщающем свете совпадают с интенсивностью фотосинтеза в естественных условиях освещения. В летнее время происходит снижение как максимальной интенсивности фотосинтеза при насыщающем свете, так и фотосинтеза, протекающего при естественном освещении под пологом леса. Но если величины, полученные при измерениях под пологом леса, составляют 10—15 мг CO_2/г сух. в.·ч, то максимальный уровень фотосинтеза при насыщающем свете колеблется от 40 до 50 мг CO_2/г сух, в.·ч у сныти, и 30—40 мг CO_2/г. сух. в.·ч у копытня. В осеннее время максимальная интенсивность фотосинтеза, несмотря на повышение насыщающего уровня освещенности, близка к летним величинам.

Таким образом, легко заметить, что в весеннее время происходит полная реализация максимальных возможностей фотосинтеза на фоне высокой освещенности растений под пологом леса. В летнее время, в теневую фазу развития леса, отмечаемый под пологом уровень интенсивности фотосинтеза и максимальный, который достигается исследуемыми видами при насыщающей освещенности в 15 тыс.лк, не совпадают. Возможно, что фотосинтез под пологом леса в летнее время может быть несколько выше полу-

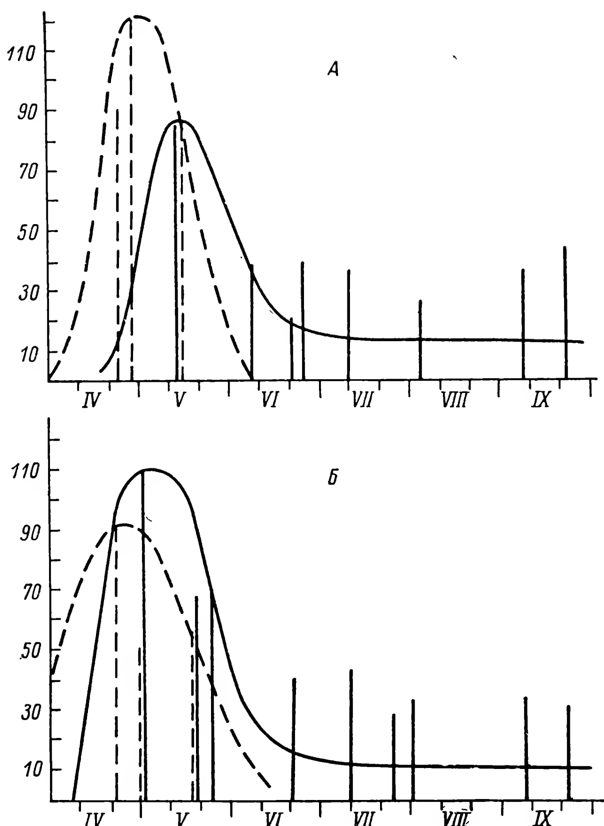


Рис. 9. Интенсивность фотосинтеза при насыщающем свете и в естественных условиях освещенности (под пологом леса) у сныти (*А*) и копытня (*Б*).

На оси абсцисс — месяцы; *на оси ординат* — интенсивность фотосинтеза, мг CO_2/г сух. в.·ч. *Вертикальные линии* — интенсивность фотосинтеза при насыщающем свете, *штриховые* — для весенних листьев сныти и перезимовавших листьев копытня, *сплошные* — для летних листьев. *Штриховая кривая* — сезонный ход интенсивности фотосинтеза для весенних листьев сныти и перезимовавших листьев копытня, *сплошная кривая* — сезонный ход фотосинтеза для летних листьев.

ченного нами в условиях средней освещенности. Пятнистость освещения под пологом леса, наличие бликов позволяют растениям в отдельные моменты, иногда в течение нескольких минут за день, реализовать свои возможности более интенсивного фотосинтеза.

Осенью уровень солнечной радиации гораздо ниже весеннего и составляет всего 15—20 тыс. лк. При этом в сентябре задолго до массового листопада, когда травостой еще затенен древесным пологом и освещенность его не превышает 2—5 тыс. лк, у копытня и сныти изменяется отношение к свету. Максимального уровня фотосинтез может достигнуть лишь при освещенности около 40 тыс. лк, что совершенно не соответствует режиму освещения под пологом леса. Максимальный фотосинтез при насыщающей освещенности значительно превышает средний уровень интенсивности фотосинтеза, полученный при измерениях под пологом леса. Эти величины равняются 30—40 и 10—15 мг CO_2/г сух. в.·ч соответственно. Таким образом, в условиях затенения осенью у сныти и копытня формируется «световой» тип световых кривых фотосинтеза, который указывает на повышение требования к свету в это время. Интересно, что у копытня европейского, произрастающего в лесах Западной Европы, где растения продолжают вегетацию круглый год, отмечается повышение интенсивности фотосинтеза осенью в естественных условиях (Steinhübel, 1972). В более континентальных условиях Белгородской обл. осенью, когда сныть постепенно отмирает, а копытень готовится к зимнему периоду покоя, увеличения интенсив-

ности фотосинтеза у них не наблюдается. Осеннее повышение светолюбия у растений, которое демонстрируется световыми кривыми, кажется необъяснимым. Однако такие данные, как увеличение интенсивности фотосинтеза копытня осенью в лесах Западной Европы, высокий уровень фотосинтеза в весеннее время после зимнего периода покоя в наших лесах, позволяют предположить, что осенью эти растения заблаговременно подготавливаются к ассимиляционной деятельности в условиях высокой освещенности весной. В лесах Западной Европы этот переход осуществляется постепенно через зимнюю вегетацию растений. В наших широколиственных лесах он прерывается зимним периодом покоя.

Анализ световых кривых фотосинтеза дубравных травянистых растений позволяет сделать следующие выводы.

Сныть и копытень в весеннее время являются светолюбивыми растениями, способными к высокой интенсивности фотосинтеза при высоких насыщающих уровнях освещения. Весеннее время до полного смыкания древесного полога является оптимальным по световым условиям периодом в жизни травянистых растений дубравы. В это время возможности использования света для фотосинтеза совпадают с реально существующим режимом солнечной радиации.

Летом сныть и копытень значительно изменяют отношение к свету. У них происходит снижение интенсивности фотосинтеза и величины насыщения его светом. В это время освещенность под пологом леса настолько низка, что возможность фотосинтезировать на максимальном летнем уровне осуществляется лишь в редкие моменты. В осеннее время величина насыщения фотосинтеза светом вновь увеличивается, приближаясь к весенней. Однако способность к фотосинтезу остается на уровне, близком к летнему. Реально существующие условия освещения не могут обеспечить возросшие требования к свету. Эти изменения позволяют предположить функциональную перестройку фотосинтетического аппарата растений в осеннее время перед зимним периодом покоя.

ЛИТЕРАТУРА

Вознесенский В. Л., Заленский О. В., Семихатова О. А. (1965). Методы исследования фотосинтеза и дыхания растений. М.; Л., Наука. — Глаголева Т. А. (1962). О фотосинтезе растений верхней части альпийского пояса Восточного Памира. Бот. ж., 47, 11. — Глаголева Т. А. (1963). Зависимость фотосинтеза памирских растений от интенсивности освещения. Тр. Бот. инст. АН СССР, 4, 16. — Горышина Т. К. (1969). Ранневесенние растения лесостепных дубрав. Изд. ЛГУ. — Горышина Т. К. (1975). Экология травянистых растений лесостепной дубравы. Изд. ЛГУ. — Горышина Т. К., Митина М. Б. (1969). О фотосинтезе и дыхании травянистых растений в связи с продуктивностью травяного покрова дубравы. В кн.: Общие теоретические проблемы биологической продуктивности. Л., Наука. — Горышина Т. К., Митина М. Б. (1974). Фотосинтез дубравных растений как физиологическая основа их продуктивности. В кн.: Биологическая продуктивность и ее факторы в лесостепной дубраве. Изд. ЛГУ. — Горышина Т. К., Нешатаев Ю. Н. (1960). Особенности микроклимата дубового леса и их значение для жизни растений. Вестн. ЛГУ, 15, сер. биол., 3. — Горышина Т. К., Нешатаев Ю. Н. (1974). Основные черты микроклимата под пологом дубового леса. В кн.: Биологическая продуктивность и ее факторы в лесостепной дубраве. Изд. ЛГУ. — Заленский О. В., Семихатова О. А., Вознесенский В. Л. (1955). Методы применения радиоактивного углерода C^{14} при изучении фотосинтеза. М.; Л., Изд. АН СССР. — Иванов Л. А., Коссович Н. Л. (1930). О работе ассимиляционного аппарата различных древесных пород. I. Сосна. Ж. Рус. бот. общ., 15, 3. — Иванов Л. А., Коссович Н. Л. (1932). О работе ассимиляционного аппарата древесных пород. Бот. ж., 17, 1. — Карандина С. Н. (1949). Растительность стационара в липово-дубовом лесу. Учен. зап. ЛГУ, 92, сер. биол., 17, — Любименко В. Н. (1906). Новые данные о чувствительности хлорофиллоносного аппарата светолюбивых и теневыносливых растений. Лесной ж., 1. — Любименко В. Н. (1935). К теории приспособления растений к свету. Сов. бот., 6. — Любименко В. Н., Форш Т. Б. (1923). К вопросу о физиологической характеристике световых и теневых листьев. Изв. Петроград. н-и. инст. им. Лесгафта, 6. — Малкина И. С. (1966). Об изменчивости световых кривых фотосинтеза *Carex pilosa* L. Бот. ж., 51, 10. — Малкина И. С., Цельникер Ю. Л., Якшина А. М. (1970). Фотосинтез и дыхание подроста. М., Наука. —

ники вскрываются экстрорзно. Sastri (1955) полагает, что вскрывание пыльников неправильное. А. П. Меликян (1970) описывает пыльники как интрорзные. Согласно данным M. Schleiden (1829), пыльники вскрываются общей порой в своей верхней части. Strasburger (1902) считал, что вскрывание происходит за счет давления содержимого микроспорангиев на стенку. Наше детальное эмбриологическое исследование по развитию пыльника показало, что вскрывание осуществляется за счет клеток эндотеция, имеющих утолщенные оболочки, по экстрорзно-лартрорзному типу. Наличие какого-либо рода утолщений в клетках эндотеция в литературе не отмечено. Строение эндотеция в зрелом пыльнике и, следовательно, механизм вскрывания, по-видимому, обусловлены экологией исследованных видов роголистника (формирование цветков, опыление, оплодотворение, созревание плодов и семян происходят под водой). Зрелые пыльцевые зерна двуклеточные.

В заключение можно сделать следующие выводы.

1. Развитие пыльника у *C. demersum* и *C. pentacanthum* происходит сходно. Различие касается лишь типа образования тетрады микроспор.

2. Развитие стенки пыльника центростремительное, происходит по типу Umbelliferae (тип однодольных).

3. Сформированная стенка пыльника состоит из кутинизированной эпидермы, эндотеция, среднего слоя и одного-двух слоев тапетума. Тапетум секреторного типа. Такому строению стенки пыльника соответствует стадия микроспороцитов в премейотической фазе.

4. Тетрады микроспор изобилатеральные или тетраэдрические. У *C. demersum* они формируются по сукцессивному, а у *C. pentacanthum* — симультанному типам.

5. Во время микроспорогенеза у изученных видов роголистника происходит отложение каллозы в оболочках микроспороцитов, которая достигает наибольшего развития в тетрадах микроспор.

6. Образование генеративной и вегетативной клеток происходит обычно в одиночных микроспорах. Зрелые пыльцевые зерна двуклеточные. В них накапливается большое количество крахмала.

7. Фиброзные утолщения, характерные для эндотеция большинства покрытосемянных, у изученных видов роголистника отсутствуют. У *Ceratophyllum* обнаруживаются утолщения оболочек лишь отдельных клеток эндотеция. За счет них, по-видимому, и происходит вскрывание пыльников по экстрорзно-лартрорзному типу.

Автор выражает сердечную благодарность Т. Б. Батыгиной за помощь при написании данной статьи.

ЛИТЕРАТУРА

Батыгина Т. Б., Кравцова Т. И., Шамров И. И. (1980). Сравнительная эмбриология представителей порядков *Nymphaeales* и *Nelumbonales*. Бот. ж., 65, 8. — Батыгина Т. Б., Терехин Э. С., Алимова Г. К., Яковлев М. С. (1963). Генезис мужских спорангиев *Gramineae* и *Ericaceae*. Бот. ж., 48, 8. — Батыгина Т. Б., Шамров И. И. (1981). *Ceratophyllaceae*. В кн.: Сравнительная эмбриология цветковых, 1. Л., Наука. — Дженсен У. (1965). Ботаническая гистохимия. М., Мир. — Жизнь растений. (1980). 5. Под ред. А. Л. Тахтаджяна. М., Просвещение. — Литвак А. И. (1978). Люминесцентная макро- и микроскопия в исследованиях плодовых культур и винограда. Кишинев, Штиинца. — Меликян А. П. (1970). Место в системе и филогенетические связи семейства *Ceratophyllaceae*. В кн.: Флора, растительность и растительные ресурсы Армянской ССР, 5. Ереван, Изд. АН Арм. ССР. — Навашин М. С. (1934). Методика цитологического исследования для селекционных целей. М.; Л., Сельхозгиз. — Тахтаджян А. Л. (1966). Система и филогения цветковых растений. Л., Наука. — Тахтаджян А. Л. (1970). Происхождение и расселение цветковых растений. Л., Наука. — Шамров И. И. (1980). Некоторые данные по антэкологии *Ceratophyllum*. Бот. ж., 65, 5. — Davis G. L. (1966). Systematic embryology of the angiosperms. N. Y. — Engler A. (1891). Die natürlichen Pflanzenfamilien. 3. Leipzig. — Jedrychowska A., Sroczynska A. (1934). On the cytology and embryology of *Ceratophyllym submersum*. Acta Soc. Bot. Polon., 11, 4. — Khadja A. (1974). *Ceratophyllaceae*. Flora of west Pakistan, 70. Karachi. — Sastri R. L. (1955). The em-

клеточные. Стенка зрелого пыльника состоит из кутинизированной эпидермы, эндотеция (отдельные клетки его имеют утолщенные оболочки) и среднего слоя. Вскрывание пыльников экстрорзно-лартрорзное.

Вопросы систематики и филогении роголистников являются дискуссионными. Окончательно не установлен для них и ранг таксона. Большинство исследователей выделяют роголистники в монотипное сем. *Ceratophyllaceae*, представленное родом *Ceratophyllum*. В системе А. Л. Тахтаджяна (1966, 1970) и в «Жизни растений» (1980) роголистниковые находятся в пор. *Nymphaeales*. Являясь самым специализированным семейством в порядке, сем. *Ceratophyllaceae* остается до сих пор все еще мало изученным. Нет достаточно подробных данных и по эмбриологии, в частности не прослежен генезис пыльника.

Настоящая работа представляет собой часть общего эмбриологического исследования *Ceratophyllum* и посвящена вопросу о развитии пыльника.

Материал и методика

Были исследованы мужские цветки двух видов роголистника (*Ceratophyllum demersum* и *C. pentacanthum*) на разных стадиях развития. Сбор материала по *C. pentacanthum* производился в Ленинградской обл. (один из прудов Павловского парка), по *C. demersum* — в Харьковской обл. (старица р. Уды около пос. Песочин) в июне—августе 1979 г.

Для фиксации использовали смесь FAA. Обработку материала производили по общепринятой цитоэмбриологической методике (Навашин, 1934). Толщина срезов 10—12 мкм. Препараты окрашивали генциан-виолетом по Ньютону с подкраской оранжем G в гвоздичном масле и сафранином по Картису с подкраской лихт-грюном и алциановым синим. Каллоза выявлялась с помощью анилинового синего (Дженсен, 1965; Литвак, 1978).

Результаты исследования

Формирование стенки пыльника, микроспорогенез и развитие пыльцевого зерна

Как было отмечено нами ранее (Шамров 1980), мужские цветки *Ceratophyllum* обычно располагаются по два в одном узле и состоят из 15—20 тычинок. Тычинки без тычиночной нити, с мощно развитыми связниками в пыльниках. Расположение их на цветоложе спиральное. Заложение и формирование тычинок неодновременные; первыми возникают наружные тычинки. Вследствие этого в одном цветке можно наблюдать различные стадии формирования пыльника — от небольших меристематических бугорков в центре до вполне зрелых пыльников на периферии цветка (рис. 1).

Пыльники у обоих видов роголистника прямые, линейно-продолговатые, 4-гнездные; гнезда соединены попарно в две теки.

Мы (Батыгина и др., 1980; Батыгина, Шамров, 1981) уже рассмотрели некоторые черты мужских генеративных структур роголистника, касающиеся развития пыльника внутренних тычинок, начиная со стадии сформированной стенки пыльника. В настоящей работе более подробно будут освещены ранние стадии развития пыльника и некоторые особенности его строения у различных тычинок в пределах одного цветка.

Развитие стенки пыльника у обоих видов центростремительное и соответствует типу Umbelliferae (Батыгина и др., 1963), или типу однодольных (Davis, 1966).

На первых этапах развития тычиночный бугорок представлен меристематической тканью, окруженной эпидермой. С увеличинием размеров бугорка происходят дифференциация в нем проводящего пучка и образование четырех лопастей пыльника. В субэпидермальном слое каждой лопасти дифференцируется археспориальная клетка (рис. 2, *1*). Среди окружаю-

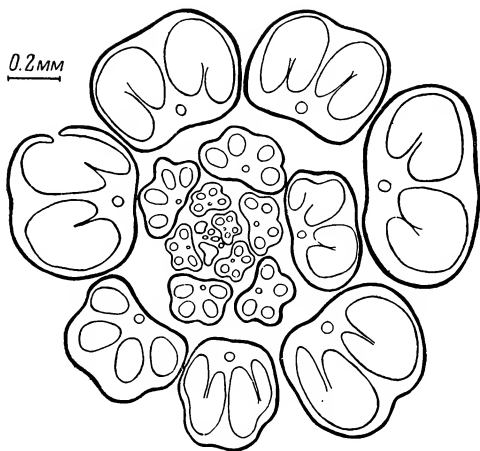


Рис. 1. Схема мужского цветка *Ceratophyllum demersum* на поперечном срезе.

щих клеток она выделяется более крупными размерами, густой цитоплазмой и интенсивной окраской сафранином. В дальнейшем археспориальная клетка делится периклинально (рис. 2, *2*), отделяя в сторону эпидермы париетальную (первичную париетальную) клетку, а внутрь спорогенную. Антиклинальные деления, происходящие в клетках париетального слоя, приводят к дальнейшему разрастанию пыльника. Следующий этап в формировании стенки гнезда пыльника — периклинальные деления клеток париетального слоя. При этом сначала образуются два слоя: наружный, который в ходе развития дифференцируется в эндотеций, и внутренний (вторичный париетальный) слой (рис. 2, *3*). Последний снова делится, давая средний слой и тапетум (рис. 2, *4*, 5*а*). Во внутренних тычинках клетки тапетума претерпевают периклинальные деления, образуя нерегулярно двуслойный тапетум (рис. 2, *6*). Таким образом, эндотеций, средний слой и тапетум являются продуктами париетального слоя (эндотеций — производным первичного париетального слоя, а средний слой и тапетум — вторичного париетального слоя).

Спорогенные клетки на ранних этапах развития пыльника представлены одним тяжем клеток. Дальнейшие деления приводят к увеличению их числа. На стадии сформированной стенки пыльника число тяжей спорогенной ткани в каждом гнезде достигает 8—16 (рис. 2, *6*, *7*). Сформированной стенке пыльника соответствует стадия материнских клеток микроспор в премейотической фазе. Стенка пыльника в этот момент состоит из кутинизированной эпидермы, эндотеция, среднего слоя и одного-двух слоев тапетума (рис. 2, *6*, *7*). Во время формирования стенки пыльника отдельные клетки эндотеция и среднего слоя могут претерпевать периклинальные деления. В таком случае в отдельных участках стенки пыльника можно наблюдать нерегулярно двуслойный эндотеций и два средних слоя.

Рассмотрим кратко дальнейший ход развития спорогенных клеток. На стадии сформированной стенки пыльника происходит дифференциация материнских клеток микроспор. Микроспороциты у обоих видов роголистника крупные, плотно примыкают друг к другу. В их оболочках в начале профазы I мейоза начинает откладываться каллоза: у *C. demersum* обычно со стороны тапетума, а у *C. pentacanthum* — вдоль стенок материнских клеток микроспор. Каллозная оболочка более развита у *C. pentacanthum* и сохраняется до полного распада тетрад на отдельные микроспоры. Следует отметить, что в центральных тычинках *C. demersum* уже перед мейозом спорогенные клетки, преобразующиеся в микроспороциты, отделены друг от друга каллозными оболочками.

Мы обнаружили, что тип образования тетрады микроспор у изученных видов различен. У *C. demersum* тетрады микроспор формируются по сукцессивному (рис. 3, *1*—*6*), а у *C. pentacanthum* — по симультанному типу (рис. 3, *7*—*10*). Тетрады микроспор изобилатеральные или тетраэдрические (рис. 3, *5*, *6*, *10*). Однако у *C. demersum* чаще всего встречаются изобилатеральные, а у *C. pentacanthum* — тетраэдрические.

Тетрады микроспор обычно вскоре после образования распадаются на отдельные микроспоры. Однако наряду с одиночными микроспорами довольно долго обнаруживаются неполностью распавшиеся тетрады в виде

двух связанных между собой микроспор (рис. 4, *1*). Вегетативная и генеративная клетки возникают чаще всего в одиночных, реже в соединенных еще друг с другом микроспорах (рис. 4, *3*, *7*). После распада тетрад микроспоры обычно принимают округлую форму и быстро растут. В них появляется крахмал (рис. 4, *2*). С ростом микроспор наблюдается постепенная их вакуолизация (рис. 4, *5*). Перед делением образуется одна большая вакуоль, ядро из центрального положения переходит к стенке микроспоры (рис. 4, *6*). В результате деления возникают большая вегетативная и меньшая линзовидная генеративная клетка, занимающая пристенное положение. Затем генеративная клетка отходит от стенки пыльцевого зерна и принимает округлую форму. В процессе дальнейшего развития вакуоль постепенно заполняется крахмалом (рис. 4, *7*). В зрелом пыльцевом зерне генеративная клетка, как правило, располагается рядом с ядром вегетативной клетки (рис. 4, *8*).

В ходе развития пыльника в слоях его стенки происходят изменения, которые можно охарактеризовать следующим образом.

Эпидерма. Первые признаки кутинизации в клетках эпидермы обнаруживаются начиная со стадии дифференциации археспория. Сначала они густоплазменные с округлыми ядрами. В ходе развития клетки увеличиваются в размерах, в них образуются вакуоли, ядра становятся продолговатыми и занимают пристенное положение. Со стадии диад микроспор в клетках эпидермы появляется крахмал (рис. 2, *1—11а*).

Эндотеций. В начале развития его клетки продолговатые, с двумя вакуолями. Затем вакуоли сливаются в одну, оттесняя при этом ядро из центрального положения в пристенное. Начиная с профазы I мейоза оболочки некоторых клеток эндотенция утолщаются, постепенно дегенерирует ядро, в клетках накапливается крахмал. Эти утолщения дают положительную реакцию на пектин и ярко окрашиваются сафранином (рис. 2, *6—11а*).

Средний слой. Клетки этого слоя стенки пыльника продолговатые, ядра сохраняют четкую структуру до момента, когда в теках произойдет полное разрушение слоев клеток между соседними гнездами (рис. 2, *10а*, *10б*). В зрелом пыльнике средний слой обнаруживается в виде тонкого слоя сильно уплощенных клеток (рис. 2, *11а*).

Тапетум. Наши исследования показали, что тапетум у обоих видов роголистника является секреторным. Клетки его одноядерные, в области связника иногда двуядерные. Тапетум одно-двуслойный (рис. 2, *6*, *7*). Со стороны связника он обычно двуслойный. Клетки его имеют большие размеры и более крупные ядра, разрастаясь порою между микроспороцитами. Тапетум со стороны эпидермы в пыльниках из разных частей цветка развит неодинаково. В наружных тычинках он однослойный, во внутренних и центральных тычинках нерегулярно двуслойный. Первые признаки дегенерации в клетках тапетума появляются на стадии тетрад микроспор. Сначала дегенерируют клетки тапетума со стороны связника. В зрелом пыльнике тапетум не сохраняется.

Вскрывание пыльника

К моменту опыления тычинки роголистника, отрываясь от цветоложа цветка, либо всплывают на поверхность воды, либо прикрепляются к листьям шипиками, находящимися в верхней части тычинок. После этого происходит вскрывание пыльников. Большой интерес представляет механизм вскрывания. По мере созревания пыльника в отдельных клетках эндотеция наблюдается утолщение оболочек, однако типичных фиброзных «поясков» не образуется. Клетки эндотеция с утолщенными оболочками встречаются в разных частях гнезда пыльника, но особенно много их обнаруживается в месте контакта гнезд в теках. Утолщения оболочек в клетках эндотеция у рода *Ceratophyllum* выполняют, вероятно, такую же функцию, что и фиброзные утолщения, характерные для большинства покры-

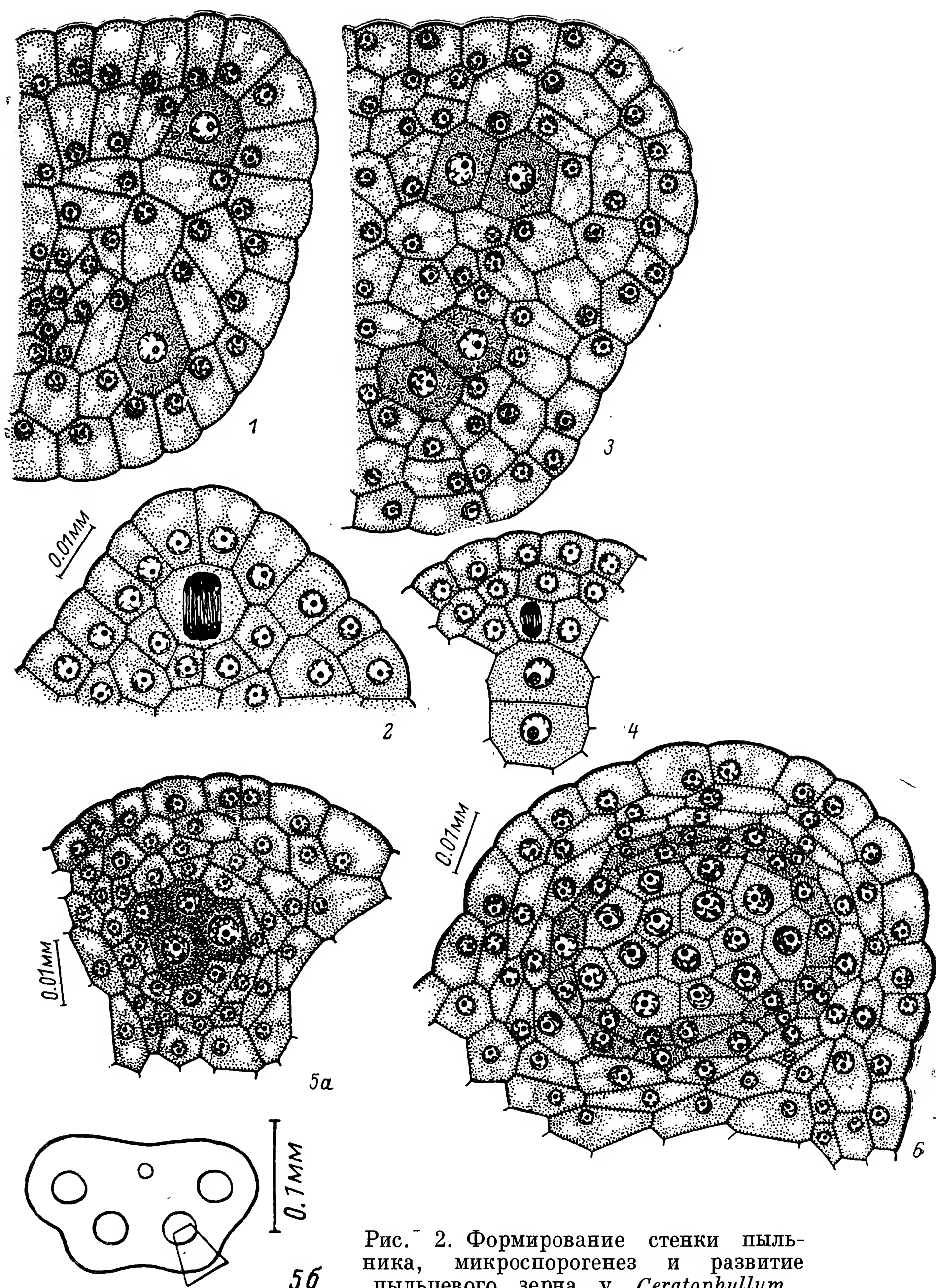
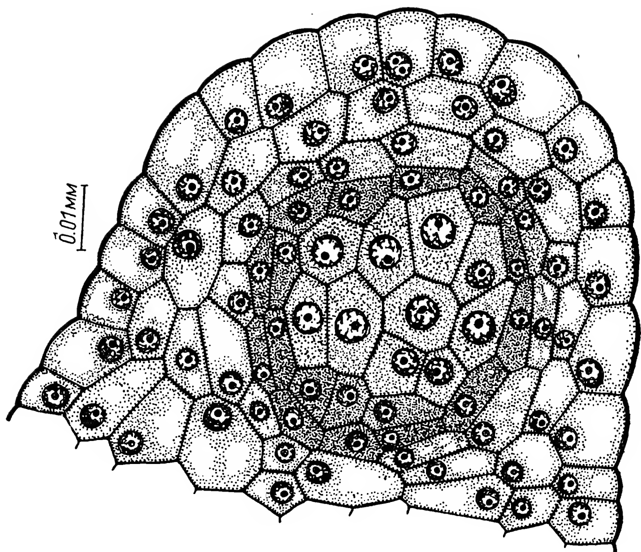
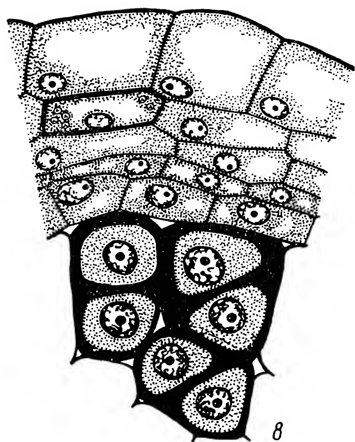
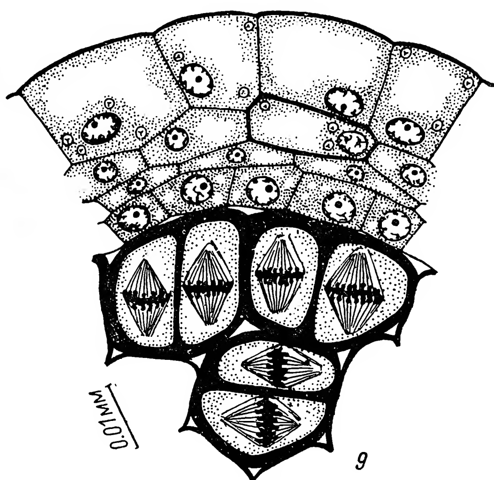


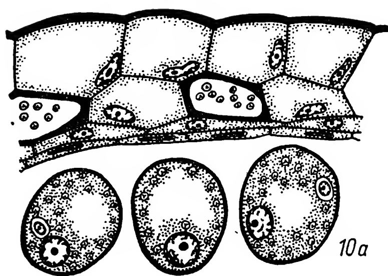
Рис. 2. Формирование стенки пыльника, микроспорогенез и развитие пыльцевого зерна у *Ceratophyllum*.

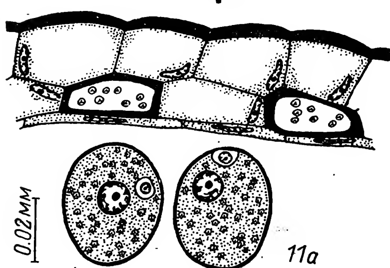
1 — дифференциация археспория; *2—5а* — последовательные стадии развития стенки пыльника и спорогенной ткани; *6—7* — сформированная стенка пыльника, микроспороциты в премейотической фазе; *8* — стадия диад микроспор; *9* — II деление мейоза материнских клеток микроспор; *10а* — часть стенки пыльника, в теках произошло разрушение слоев клеток между соседними гнездами; *11а* — часть зрелого пыльника (*1—5а*, *6*, *8* — развитие пыльника внутренних тычинок у *C. demersum*; *9*, *10а*, *11а* — развитие пыльника наружных тычинок у *C. demersum*; *7* — у *C. pentacanthum*); *5б*, *10б*, *11б* — схемы пыльника на поперечном срезе.

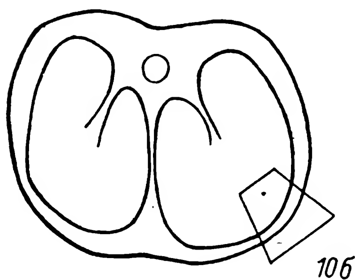












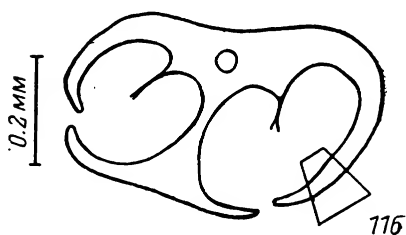


Рис. 2 (*продолжение*).

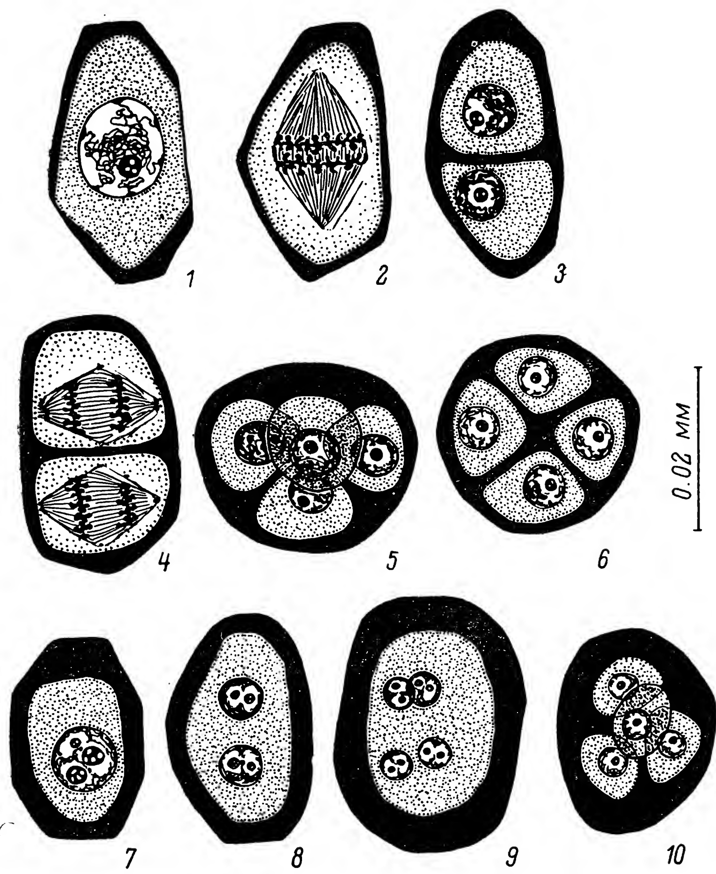


Рис. 3. Микроспорогенез у *Ceratophyllum demersum* (*1—6*) и *C. pentacanthum* (*7—10*).

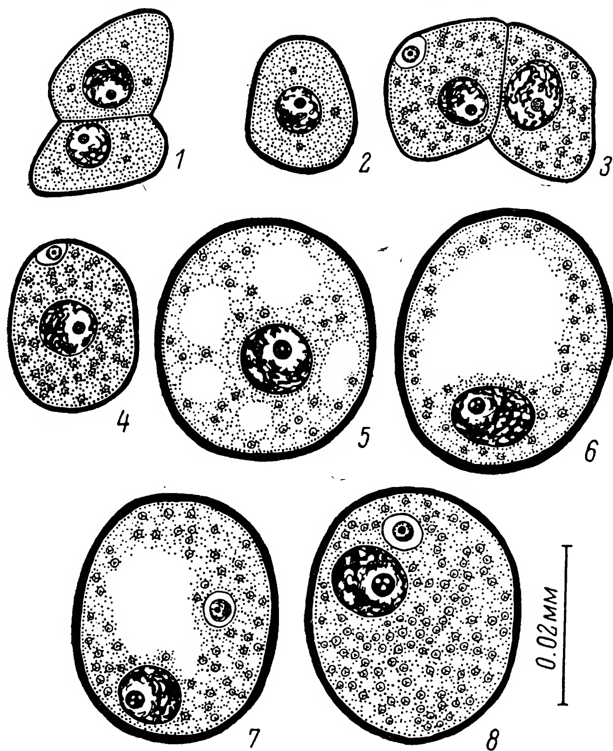


Рис. 4. Развитие пыльцевогозерна у *Ceratophyllum demersum* (*1—8*).

тосемянных. Сначала происходит разрушение слоев клеток между гнездами внутри каждой теки (рис. 2, *10б*). Затем осуществляется полное вскрывание пыльников (рис. 2, *11б*). Разрушение клеток между гнездами теки происходит непосредственно еще в цветке, а полное вскрывание после того, как тычинки оторвутся от цветоложа. Нам представляется, что такой тип вскрывания пыльников нужно рассматривать, как экстрорзно-лarторзный. Об этом свидетельствует направление вскрывания, когда разрушаются слои клеток между соседними гнездами в теках. Кроме того, анализ поперечных и продольных срезов тычинок, плавающих уже на поверхности воды, показал, что вскрывание пыльников всегда происходит так, как если бы оно осуществлялось внутри цветка по экстрорзно-лартрорзному типу. Подтверждением этого могут быть случаи вскрывания пыльников некоторых наружных тычинок непосредственно еще в цветке (рис. *1*).

Обсуждение результатов

Эмбриологическое изучение развития пыльника у *C. demersum* и *C. pentacanthum* выявило ряд особенностей. Развитие пыльника у этих видов происходит идентично. Черты различия между ними будут отмечены ниже.

Пыльники у изученных видов 4-гнездные. В каждом гнезде дифференцируется археспорий в виде одного тяжа клеток. Развитие стенки пыльника центростремительное. Оно происходит по типу Umbelliferae (Батыгина и др., 1963), или типу однодольных (Davis, 1966). Сформированная стенка пыльника представлена кутинизированной эпидермой, эндотецием, средним слоем и одним-двумя слоями тапетума. Со стороны связника тапетум обычно двуслойный, со стороны эпидермы в пыльниках из разных частей цветка он развит неодинаково: в наружных тычинках тапетум однослойный, во внутренних и центральных нерегулярно двуслойный. Полученные результаты не совсем согласуются с данными E. Strasburger (1902), R. Sastri (1955), G. Davis (1966), которые не проводят различий в строении пыльников из разных частей цветка и отмечают у *Ceratophyllum* лишь один слой тапетума.

Характеризуя тапетум у *C. submersum*, Strasburger (1902), A. Jedrychowska, A. Sroczynska (1934) описывают его как секреторный. У *C. demersum*, согласно данным Sastri (1955), тапетум амебоидного типа. Результаты нашего исследования не подтвердили данных Sastri. *У. C. demersum* и *C. pentacanthum* так же, как и у *C. submersum*, тапетум секреторного типа. У изученных видов сформированной стенке пыльника соответствует стадия микроспороцитов в премейотической фазе.

Во время микроспорогенеза в оболочках материнских клеток микроспор обнаруживается отложение каллозы, которая достигает наибольшего развития в тетрадах. Тетрады микроспор изобилатеральные или тетраэдрические и формируются у разных видов различно: у *C. demersum* по сукцессивному, а у *C. pentacanthum* по симультанному типу. По данным Strasburger (1902), у *C. submersum* так же, как и у исследованного нами *C. demersum*, тетрады микроспор образуются сукцессивно.

По мнению ряда авторов (Strasburger, 1902; Jedrychowska, Sroczynska, 1934; Wulff, 1938), микроспоры долго остаются в тетрадах. Образование генеративной и вегетативной клеток происходит в тетраде (Strasburger, 1902; Jedrychowska, Sroczynska, 1934) либо после ее распада (Wulff, 1938). Наше исследование показало, что обычно тетрады микроспор вскоре после их образования распадаются на отдельные микроспоры. Наряду с одиночными микроспорами в небольшом числе встречаются неполностью распавшиеся тетрады в виде двух связанных между собой микроспор. Образование вегетативной и генеративной клеток происходит обычно в одиночных, реже в соединенных еще друг с другом микроспорах.

Существуют различные точки зрения относительно вскрывания пыльников у роголистника. Большинство авторов (Schleiden, 1837; Engler, 1891; Strasburger, 1902; Khadja, 1974) считают, что у *Ceratophyllum* пыль-

ники вскрываются экстрорзно. Sastri (1955) полагает, что вскрывание пыльников неправильное. А. П. Меликян (1970) описывает пыльники как интрорзные. Согласно данным M. Schleiden (1829), пыльники вскрываются общей порой в своей верхней части. Strasburger (1902) считал, что вскрывание происходит за счет давления содержимого микроспорангиев на стенку. Наше детальное эмбриологическое исследование по развитию пыльника показало, что вскрывание осуществляется за счет клеток эндотеция, имеющих утолщенные оболочки, по экстрорзно-лартрорзному типу. Наличие какого-либо рода утолщений в клетках эндотеция в литературе не отмечено. Строение эндотеция в зрелом пыльнике и, следовательно, механизм вскрывания, по-видимому, обусловлены экологией исследованных видов роголистника (формирование цветков, опыление, оплодотворение, созревание плодов и семян происходят под водой). Зрелые пыльцевые зерна двуклеточные.

В заключение можно сделать следующие выводы.

1. Развитие пыльника у *C. demersum* и *C. pentacanthum* происходит сходно. Различие касается лишь типа образования тетрады микроспор.

2. Развитие стенки пыльника центростремительное, происходит по типу Umbelliferae (тип однодольных).

3. Сформированная стенка пыльника состоит из кутинизированной эпидермы, эндотеция, среднего слоя и одного-двух слоев тапетума. Тапетум секреторного типа. Такому строению стенки пыльника соответствует стадия микроспороцитов в премейотической фазе.

4. Тетрады микроспор изобилатеральные или тетраэдрические. У *C. demersum* они формируются по сукцессивному, а у *C. pentacanthum* — симультанному типам.

5. Во время микроспорогенеза у изученных видов роголистника происходит отложение каллозы в оболочках микроспороцитов, которая достигает наибольшего развития в тетрадах микроспор.

6. Образование генеративной и вегетативной клеток происходит обычно в одиночных микроспорах. Зрелые пыльцевые зерна двуклеточные. В них накапливается большое количество крахмала.

7. Фиброзные утолщения, характерные для эндотеция большинства покрытосемянных, у изученных видов роголистника отсутствуют. У *Ceratophyllum* обнаруживаются утолщения оболочек лишь отдельных клеток эндотеция. За счет них, по-видимому, и происходит вскрывание пыльников по экстрорзно-лартрорзному типу.

Автор выражает сердечную благодарность Т. Б. Батыгиной за помощь при написании данной статьи.

ЛИТЕРАТУРА

Батыгина Т. Б., Кравцова Т. И., Шамров И. И. (1980). Сравнительная эмбриология представителей порядков *Nymphaeales* и *Nelumbonales*. Бот. ж., 65, 8. — Батыгина Т. Б., Терехин Э. С., Алимова Г. К., Яковлев М. С. (1963). Генезис мужских спорангиев *Gramineae* и *Ericaceae*. Бот. ж., 48, 8. — Батыгина Т. Б., Шамров И. И. (1981). *Ceratophyllaceae*. В кн.: Сравнительная эмбриология цветковых, 1. Л., Наука. — Дженсен У. (1965). Ботаническая гистохимия. М., Мир. — Жизнь растений. (1980). 5. Под ред. А. Л. Тахтаджяна. М., Просвещение. — Литвак А. И. (1978). Люминесцентная макро- и микроскопия в исследованиях плодовых культур и винограда. Кишинев, Штиинца. — Меликян А. П. (1970). Место в системе и филогенетические связи семейства *Ceratophyllaceae*. В кн.: Флора, растительность и растительные ресурсы Армянской ССР, 5. Ереван, Изд. АН Арм. ССР. — Навашин М. С. (1934). Методика цитологического исследования для селекционных целей. М.; Л., Сельхозгиз. — Тахтаджян А. Л. (1966). Система и филогения цветковых растений. Л., Наука. — Тахтаджян А. Л. (1970). Происхождение и расселение цветковых растений. Л., Наука. — Шамров И. И. (1980). Некоторые данные по антэкологии *Ceratophyllum*. Бот. ж., 65, 5. — Davis G. L. (1966). Systematic embryology of the angiosperms. N. Y. — Engler A. (1891). Die natürlichen Pflanzenfamilien. 3. Leipzig. — Jedrychowska A., Sroczynska A. (1934). On the cytology and embryology of *Ceratophyllum submersum*. Acta Soc. Bot. Polon., 11, 4. — Khadja A. (1974). *Ceratophyllaceae*. Flora of west Pakistan, 70. Karachi. — Sastri R. L. (1955). The em-

bryology of *Ceratophyllum demersum* L. Proc. 42 Ind. Sci. Congr., 3. — Schleiden M. I. (1837). Beiträge zur Kenntnis der *Ceratophyllum.* Linneaea, 11. — Strasburger E. (1902). Ein Beitrag zur Kenntnis von *Ceratophyllum submersum* und phylogenetische Erörterungen. Jahrb. Wiss. Bot., 37, 3. — Wulff H. D. (1938). Chromosomenstudien an der Schleswigholsteinischen Angiospermen. Ber. Deutsch. Bot. Ges, 56.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 24 XI 1980.

УДК 582.26 : 591.471.1

И. В. Макарова

О ТАКСОНОМИИ И МОРФОЛОГИИ *THALASSIOSIRA ANGUSTE-LINEATA (BACILLARIOPHYTA)*

I. V. MAKAROVA. ON THE TAXONOMY AND MORPHOLOGY OF *THALASSIOSIRA ANGUSTE-LINEATA (BACILLARIOPHYTA)*

Приводятся новые данные о структуре створок, полученные при изучении *Thalassiosira anguste-lineata* с помощью сканирующего электронного микроскопа, его синонимика и литературные источники, где дается описание и изображение этого вида.

Довольно сложная синонимика *Thalassiosira aguste-lineata* свидетельствует о недостаточной изученности его в морфологическом и таксономическом отношениях, несмотря на его частую встречаемость. Проведенное исследование этого вида из различных местонахождений: Белое море — планктон (пробы Л. Л. Бондарчук), осадки (образцы Р. Н. Джиноридзе); северная часть Тихого океана, Алеутский желоб (пробы Н. И. Стрельниковой); фьорд Оденсе (эксикаты); Черное море (коллекция А. И. Прошкиной-Лавренко) с помощью трансмиссионнного и сканирующего электронных микроскопов (ТЭМ, СЭМ), позволило получить интересные данные о деталях структуры створок и существенно дополнить диагноз. Электронные микрофотографии выполнены в ТЭМ марки «Tesla BS-242E» и СЭМ «Cwikscan-100» при участии В. И. Михайлова и А. А. Ткаченко.

Благодарю коллег за предоставление материала и выполнение микрофотографий.

Thalassiosira anguste-lineata (A. S.) G. Fryx. et Hasle

Fryxell a. Hasle, 1977, p. 73—75, fig. 22—34; Takano, 1979, tab. 13, *a—g*. — *Coscinodiscus anguste-lineatus* A. Schmidt, 1878, tab. 59, 34. — *Coscinodiscus polychordus* Gran, 1897, p. 30, tab. 2, 33, tab. 4, 56; Cleve-Euler, 1951, p. 75, fig. 129. — *Coscinodiscus lineatus* Ehr. f. *polychorda* (Gran) H. a. M. Peragallo, 1897—1908, p. 427. — *Coscinosira polychorda* Gran, 1900, p. 115; Meunier, 1910, p. 280, tab. 31, *2—6*; Hustedt, 1928, p. 317, fig. 154; Lebour, 1930, p. 65, fig. 37; Gran a. Angst, 1931, p. 439, fig. 16; Cupp, 1943, p. 44, 45, fig. 7; Диат. ан., 1949, с. 45, табл. 11, 8, *а—е*; Гайл, 1950, с. 71, табл. 13, 10; Brunel, 1962, p. 43, 44, tab. 7, 1; Hendey, 1964, p. 89, tal. 1, *11*. — *Thalassiosira polychorda* (Gran) Jørgensen, 1899, p. 15. — *Thalassiosira polychorda* (Gran) Pr.-Lavr. Прошкина-Лавренко, 1956, с. 57—59; Hasle a. Heimdal, 1970, tab. 4, 26. — *Thalassiosira ornata* Pr.-Lavr. Прошкина-Лавренко, 1959, с. 76, фиг. 1—8.

По данным СМ, ТЭМ, СЭМ, клетки в виде барабана, соединенные 4—9 довольно длинными нитями в цепочки из нескольких клеток. Панцирь довольно толстый, с двумя вставочными ободками. Створки почти плоские, 14—60 мкм в диам. Структура из локулярных ареол в тангенциальных

изогнутых или прямых рядах, переходящих иногда в линейное расположение или образующих пучки, в которых ряды ареол параллельны более длинному среднему ряду (рис. 1, *1—5* — см. вклейку). Ареолы на середине створки и у края почти одинаковой величины, 8—12 в 10 мкм (рис. 1, *6*). Наружные отверстия локулярных ареол почти все одинаковые. Велум ситовидный, с порами в слегка искривленных рядах или неясно концентрических кругах, 18—20 пор в 1 мкм (рис. 1, *7*). Выросты с опорами двух типов: краевые имеют значительную длину наружной части, а выросты, образущие кольцо близ центра створки, — более выраженную внутреннюю часть. Кольцо выростов с опорами близ центра образовано отдельными группами выростов, этих групп 4—7 на створке в зависимости от ее диаметра (рис. 1, *1*, *2*, *4*, *5*; рис. 3, *1*, *3* — см. вклейку). Группы образованы 2—5 выростами с опорами, расположенными в прямых или искривленных рядах (рис. 2, *3*, *4*; рис. 3, *3—5* — см. вклейку). Наружная часть выростов с опорами представлена маленьким отверстием на поверхности створки (рис. 2, *3*, *4*), внутренняя — в виде короткой трубки (рис. 3, *3—5*). Краевые выросты с опорами расположены равномерно на границе с загибом створки (рис. 1, *1*, *5*, *6*; рис. 2, *1*, *2*, *5*), образуя однородное првильное кольцо, 3—4 выроста в 10 мкм, их наружная часть значительно превышает внутреннюю. Снаружи краевые выросты с опорами имеют форму цилиндра с подставками близ поверхности створки (рис. 3, *2*) и с немного суживающимся наружным концом (рис. 2, *2*, *6*). Двугубый вырост один, крупный, снаружи в виде цилиндра, изнутри в виде уплощенной трубки, расположенный в одном кольце с краевыми выростами с опорами (рис. 2, *6*; рис. 3, *2*). Загиб створки низкий, со структурой из мелких ареол, расположенных в трех взаимопересекающихся рядах, 24 ареолы в 10 мкм (рис. 2, *1*, *2*). Край загиба створки заканчивается четкими ребрышками, 14—16 в 10 мкм (рис. 2, *5*).

Морской и солоноватоводный, неритический и океанический холодноводный, широкобореальный, возможно, и нотальный вид.

Голоцен. Отложения Белого моря, донные осадки Охотского моря. Ныне — Черное, Белое, Баренцево, Чукотское, Охотское, Берингово, Японское моря, Курильский пролив, бухта Патрокл. Вне СССР: ныне — Норвежское, Северное моря, проливы Скагеррак, Каттегат, Ла-Манш, Северная Атлантика, заливы Фанди, Шалер, у берегов юго-восточной Канады, Гудзонов залив и Канадская арктика, Тихий океан (северная часть и вдоль берегов Японии, а также у берегов южной Калифорнии и Чили).

Для миоцен-плиоценовых отложений северо-восточной Японии указывается *Coscinodiscus lineatus* Ehr. (Koizumi, 1968, tab. 32, 27). Приведенная микрофотография не вполне соответствует по морфологическим признакам названному виду, а скорее принадлежит *T. anguste-lineata*. Это дает возможность предположить, что последний вид существовал в более древних водоемах.

Примечание. В большинстве вышеприведенных литературных источников в диагнозе к *T. polychorda* указывается, что ареолы образуют секторы, внутри которых ряды ареол параллельны среднему ряду. У Hustedt (1928 : 317) и в книге «Диатомовый анализ» (1949 : 45) есть указания еще на то, что ареолы на створке образуют три системы рядов, из которых две системы эксцентричные, а третья образует радиальные секторы. Мои наблюдения при изучении различных образцов этого вида в СМ, ТЭМ и СЭМ позволили сделать заключение о чрезвычайной изменчивости в расположении ареол на створке, от строго линейных до пучковатых, со всеми переходными вариантами. Следует отметить, что на подобную изменчивость уже обращали внимание (Cleve, 1897; H. a. M. Peragallo, 1897—1908). По моим данным, наиболее распространен тип расположения ареол в тангенциальных и прямолинейных рядах. С таким же расположением ареол на створке приводятся иллюстрации и в литературе (Meunier, 1910, tabl. 31, 4; Жузе, 1962, рис. 2, 2, 3; Диат. вод. СССР, табл. XC, 6; Fryxell, Hasle,

1977, fig. 22a, b, fig. 23a). Просмотр препарата H. Gran (фьорд Оденсе) со створками *T. polychorda* также подтвердил наличие тангенциального расположения ареол (рис. 1, *1*), хотя этот таксономический признак обычно не учитывался при составлении диагноза этого вида. Пучковатое расположение ареол чаще свойственно более крупным и менее окремненным створкам.

Изучение типового материала из Иокогамы позволило G. Fryxell, G. Hasle (1977) вид, описанный A. Schmidt (1878) как *Coscinodiscus angustelineatus* A. S., перевести в род *Thalassiosira*, а в дальнейшем отождествить его с *T. polychorda* (Gran) Jørg.

Электронномикроскопические исследования дали не только новые сведения о деталях структуры, но и способствовали таксономическому преобразованию и уточнению положения этого вида в системе рода, а также упразднению *T. ornata* Pr.-Lavr. (Fryxell, Hasle, 1977, Макарова, 1979). На различный характер расположения ареол на створке у *T. ornata* в свое время указывала и А. И. Прошкина-Лавренко (1959 : 76).

ЛИТЕРАТУРА

Гайл Г. И. (1950). Определитель фитопланктона Японского моря. Изв. ТИНРО, 33. — Диатомовый анализ. (1949). 2. Л. — Диатомовые водоросли СССР, 1974. Л. — Жузе А. П. (1962). Стратиграфические и палеогеографические исследования в северо-западной части Тихого океана. М. Изд. АН СССР. — Макарова И. В. (1979). Род *Thalassiosira* Cl. (морфология, эволюция, география, экология, систематика). Автореф. докт. дис. — Прошкина-Лавренко А. И. (1956). Новый вид Талассиозиры в планктоне Азовского моря. Бот. материалы. отд. спор. раст. БИН АН СССР, 11. — Прошкина-Лавренко А. И. (1959). Новый вид рода *Thalassiosira* Cleve из Черного моря. Бот. материалы отд. спор. раст. БИН АН СССР, 12. — Brunel J. (1962). Le phytoplancton de la baie des Chaleurs. Contr. de l'Inst. bot. de l'Univers. de Montreal, 77. — Cleve P. T. (1897). A treatise on the phytoplankton of the Atlantic and its tributaries. Uppsala. — Cleve-Euler A. (1951). Die Diatomeen von Schweden und Finnland. Kongl. Svensk. Vet.-Akad., 1, 2, 1. — Cupp E. (1943). Marine plankton diatoms of the west coast of North America. Bul. Scrip. Inst. Oceanogr. Univ. Calif., 5, 1. — Fryxell G. A., Hasle G. R. (1977). The genus *Thalassiosira*: some species with a modified ring of central strutted processes. Beih. Nova Hedw., 54. — Gran H. H. (1897). *Protophyta*: *Diatomaceae*, *Silicoflagellata* and *Cilioflagellata*. Norw. North. Atl. Exped. 1876—1878, 7. — Gran H. H. (1900). Bemerkungen über einige Planktondiatomeen. Nyt. Mag. Naturvid., 38 (2). — Gran H. H., Angst E. C. (1931). Plankton diatoms of Puget Sound. Publ. Puget Sound Biol. St. Univ., 7. — Hasle G. R., Heimdal B. R. (1970). Some species of the centric diatom genus *Thalassiosira* studied in the light and electron microscopes. Beih. Nova Hedw., 31. — Hendey N. I. (1964). An introductory account of the smaller algae of British coastal waters. Part V: *Bacillariophaceae* (*Diatoms*). Fishery Invest., London, Ser. 4. — Hustedt F. (1928). Die Kieselalgen Deutschlands, Österreichs und der Schweiz. Rabenhorst. Krypt. Flora, 7 (1). — Jørgensen E. (1899). Protophyten und Protozoën im Plankton aus der norwegischen Westküste. Bergens Museum Aarbog. 1899 (6). — Koizumi I. (1968). Tertiari diatom flora of Oga peninsula, Akita Prefecture, norhteast Japan. Sci. Rep. Tohoku Univ., 2 ser. (Geol.), 40, 3. — Lebour M. V. (1930). The planktonic diatoms of northern seas. Roy. Soc. Publ., 116. — Meunier A. (1910). Microplankton des Mers de Barents et de Kara. Duc. d'Orleans Campag. Arct. de 1907. Paris. — Peragallo H. a. M. (1897—1908). Diatomées marines de France et des districts maritimes voisins. Grez-sur-Loing. — Schmidt A. (1878). Atlas der Diatomeenkunde. Leipzig. — Takano H. (1979). Synopsis of red-tide organisms. Nos. 1—30.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова
АН СССР,
Ленинград.

Получено 9 VI 1980.

УДК 582.632 (477)

И. С. Ивченко

О *QUERCUS POLYCARPA (FAGACEAE)* В СВЯЗИ С ЕГО НОВЫМИ МЕСТОНАХОЖДЕНИЯМИ НА ЗАПАДЕ УКРАИНСКОЙ ССР

I. S. IVCHENKO. ON *QUERCUS POLYCARPA* (*FAGACEAE*) IN CONNECTION WITH ITS NEW LOCALITIES IN THE WEST OF THE UKRAINIAN SSR

Приводится краткий обзор литературы, посвященной отсутствующему в основных отечественных флористических сводках субсредиземноморско-восточноевропейскому виду *Quercus polycarpa*, недавно обнаруженному в предгорных районах Закарпатья. Отмечены новые местонахождения вида, расширяющие его северо-восточную границу на территории Украины. Анализируются эколого-ценотические и геоморфологические условия нескольких экотопов *Q. polycarpa*. Высказаны предположения и суждения относительно эволюционного развития и филогенетических связей этого вида, отмечается необходимость дальнейшего изучения горнодубовых лесов на западе Украины, в Горном Крыму, Молдавии, Белоруссии для получения дополнительных сведений по данному виду.

Описанный в 1851 г. Ph. Schur *Quercus polycarpa* Schur наиболее детально охарактеризован автором в позднейшей работе (Schur, 1866), посвященной флоре Трансильвании. В ней Schur (с. 606) отмечает такие важнейшие признаки, отличающие *Q. polycarpa* от близкородственного полиморфного вида *Q. petraea* Liebl., как форма и размеры листовых пластинок: «*Quercus* foliis adultis obovatis vel obovato-oblongis, basi inaequalibus vel oblique truncatis, dumidiato in petiolum subito attenuatis, inaequaliter sinuato-lobatis, margine recurvaris, subcoriaceis (siccatione mox caducis coriaceis), 4—6 poll. long., antice rotundatis, postice cuneatis, subtus incano-puberulis, in nervis subemarginatis margine indulatis; periolo 10—12 lin long., folium 4—5-plo breviore».

Однако, несмотря на столь выразительные особенности (Schur далее указывает на своеобразие форм и расцветок плодов и плюсок, отмечает их отличительные размеры), *Q. polycarpa* не был замечен исследователями флоры нынешней территории юго-западной Украины во второй половине XIX и первой половине XX столетий. Данный вид отсутствует в отечественных флористических сводках, в частности во «Флоре СССР» (Малеев, 1936) и во «Флоре УРСР» (Лоначевський, Гринь, 1952). Более того, в последней обработке отмечено, что *Q. petraea* «у нас (на территории УССР. — *И. И.*) варьирует мало» (Лоначевський, Гринь, 1952 : 133), хотя приводится несколько форм этого вида, характеризующих как раз его полиморфизм и различную степень рассеченности листовой пластинки. В некоторых зарубежных флорах районов юго-восточной Европы этого же времени *Q. polycarpa* также не приводится (Jávorka, 1924; Стоянов, Стефанов, 1948, и др.).

Между тем монограф рода *Quercus* L. Schwarz (1937) восстанавливает этот вид, полузабытый более чем за 85-летний период (*Q. polycarpa* был описан в 1851 г.). Позднее *Q. polycarpa* исследуется в ранге вида румынскими флористами (Beldie, 1952; Dobrescu, Beldie, 1960), а в качестве подвида (*Q. petraea* ssp. *polycarpa* (Schur) Soó) — венгерскими учеными (Jávorka, Soó, 1951; Soó, 1964). C. Georgescu, J. Morareu (1948) и C. Georgescu, P. Ciobanu (1965) приводят сведения о хорологии вида в пределах Румынии, а H. Meusel с соавторами (1965) приблизительно показывают общее распространение *Q. polycarpa*, ограничив его пределами ареала *Q. petraea* s. str. Годом раньше Schwarz (1964) в сводном обзоре видов рода *Quercus* Европы характеризует *Q. polycarpa* в качестве самостоятельного вида, приводя его для Греции, Югославии, Болгарии, Румынии, Турции.

Через несколько лет предпринятое С. М. Стойко, исследовавшим дубовые леса Карпат, сравнительно-морфологическое сопоставление со-

бранного материала по роду *Quercus* с гербарными образцами Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР, Института биологии им. Тр. Савулеску в Бухаресте и Венгерского национального музея в Будапеште позволило впервые для СССР отметить *Q. polycarpa* для Закарпатского предгорья (Стойко, 1969а, б). Здесь *Q. polycarpa* встречается в пределах выделенной Стойко вегетационной, или растительной, ступени дубовых лесов из *Q. petraea*, сформированной лишь на южных склонах Вулканических Карпат (Юлиевские горы) в очень теплой (сумма активной температуры составляет 3450°) климатической зоне в пределах 200—300 м над ур. м. Эта находка позволила Стойко (1969б) выделить внутри формации Querceta petraeae субформацию дубовых лесов из *Q. petraea* и *Q. polycarpa*, представив в ее пределах следующие типологические единицы.

I. Группа типов Quercetum petraeae—polycarpae — II растительная ступень.

Тип. Суховатая судубрава

Асс. Quercetum petraeae—polycarpae melicosum—uniflorae,

Асс. Quercetum petraeae—polycarpae pooso—caricosum pilosae.

Однако и эти довольно полные эколого-ценотические исследования *Q. polycarpa* на Украине не оказались достаточными для обоснования его видовой самостоятельности и пополнения данным видом флористического конспекта СССР — в «Своде изменений и дополнений к „Флоре СССР“ (тт. I—XXX)» С. К. Черепанова (1973) *Q. polycarpa* отсутствует, а во «Флоре Закарпатья» С. С. Фодора (1974) приводится лишь как *Q. petraea* var. *polycarpa* (Schur) Soó для выделенных автором растительных районов (Закарпатская низменность, предгорный пояс, нижний лесной пояс) без указания конкретных местонахождений.

В результате дальнейшего исследования флоры Украинских Карпат Стойко (1977) вновь приводит *Q. polycarpa* как самостоятельный вид, расширив сведения о его распространении в этом районе, отметив данный вид для окрестностей г. Виноградова (Черная гора) и г. Берегового (Закарпатская обл.).

Необходимо провести инвентаризацию предыдущих гербарных сборов видов рода *Quercus* с Украины, в частности гербарных сборов по *Q. petraea*, хранящихся в Институте ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР. В конце 1977 г. чехословацкий флорист Я. Михалко работал в Гербарии этого института. Он оставил на ряде экземпляров, определенных ранее как *Q. petraea*, «Notae criticae» с названием «*Q. polycapra*» и любезно сообщил нам об этом. Привожу с разрешения Я. Михалко выявленные в результате его пересмотра новые местонахождения *Q. polycarpa*: Черновицкая обл., Сокирнянский р-н, с. Кормань, дубовый лес, 24 VIII 1948, Г. Кузнецова; Винницкая обл., Ямпольский р-н, Моевское лесничество, с. Петрашовка, дубовый лес, 13 VIII 1948, Г. Кузнецова.

Некоторые экземпляры из последнего местонахождения, а также из Черновицкой обл. (Хотыньский р-н, Хотыньская лесная дача, дубово-грабовый лес, 23 VII 1947, Н. Косец) Михалко определяет как *Q. petraea* × × *Q. polycarpa*.

Совершая экскурсии в августе 1979 г. по территории Хотыньской лесной дачи, мы обнаружили подобные гибридогенные экземпляры в 46-м и 52-м кварталах в ценотических условиях, в целом аналогичных ассоциации Quercetum petraeae—polycarpae pooso—caricosum pilosae, отмеченной Стойко на Юлиевских горах в Закарпатье. Удалось побывать и в Моевском лесничестве, однако здесь, к сожалению, мы пока отметили лишь *Q. petraea*.

Неожиданным оказалось выявление экземпляров, близких к *Q. polycarpa*, на юго-западных отрогах Словечанско-Овручской возвышенности (Житомирская обл.), находящихся приблизительно на одной долготе (28° в. д.) с Моевским лесничеством, но расположенных около 350 км севернее (рис. 1). Здесь на территории Кованского лесничества Слове-

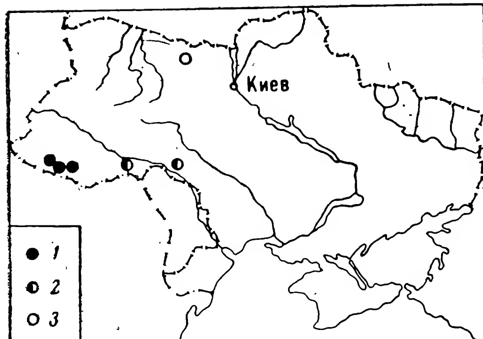


Рис. 1. Известные местонахождения *Quercus polycarpa* на Украине.

1 — по данным С. М. Стойко (1969а, б; 1977); *2* — по гербарным экземплярам Гербария Института ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР; *3* — оригинальные исследования.

чанского лесхоззага мы исследовали древесную растительность двух охраняемых объектов — памятников природы местного значения с обнаруженными Г. К. Смыком (1965) местонахождениями *Q. petraea* — урочищ «Каменная горка» (квартал 35, площадь 5.3 га) и «Корниев» (квартал 37, площадь 15 га). В этих местонахождениях единичные экземпляры *Q. polycarpa* (определяемые так пока условно) встречаются несколько в иных, чем в Юлиевских горах, ценотических условиях, являющихся переходными от сухой субори к суховатой судубраве.

В урочище «Каменная горка» в одноярусном древостое вместе с *Q. polycarpa* встречаются *Q. petraea*, *Betula pendula* Roth и единично *Pinus sylvestris* L. Отмечены отдельные деревья *Malus sylvestris* Mill. Травяно-кустарничковый ярус, обедненный из-за неблагоприятных почвенных условий, представлен в основном *Vaccinium uliginosum* L., *V. myrtillus* L., *Calluna vulgaris* (L.) Hull, *Hypericum perforatum* L., *Carex vulpina* L., *Poa bulbosa* L., *P. nemoralis* L., *Juncus bufonius* L., *J. filiformis* L., *Agrostis gigantea* Roth, заносными — *Centaurea cyanus* L., *Chamomilla suaveolens* (Pursh) Rydb.

В урочище «Корниев» к отмеченным древесным породам прибавляется *Populus tremula* L., а сплошной подлесный ярус формирует *Rhododendron luteum* Sweet. В травяно-кустарничковом ярусе наряду с перечисленными выше растениями появляются *Potentilla erecta* (L.) Raeusch., *Carex brizoides* L., *Poa angustifolia* L., *Agrostis tenuis* Sibth., *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn, *Centaurea jacea* L.

Интересно, что до сих пор в указанных местонахождениях мы не встретили экземпляров *Q. polycarpa* со зрелыми плодами (рис. 2, 3), хотя исследовались они во время трех сезонов (9—11 IX 1975; 2 VII 1979; 12 VII 1980). По-видимому, столь значительное удаление этого южноевропейско-субсредиземноморского термофильного вида на север от основных местонахождений, в глубь южной части бореальной зоны, наложило отпечаток на вегетационное развитие здесь *Q. polycarpa*, и его желуди созревают далеко не в каждом сезоне, если они вообще бывают зрелыми в условиях умеренно-континентального климата Словечанско-Овручской возвышенности. Как бы то ни было, но именно этот фактор тормозит окончательное определение данных экземпляров как *Q. polycarpa*.

Не смогли не сказаться на фенологии и характере цветения и плодоношения *Q. polycarpa* и отличающиеся от Закарпатских и Прикарпатских почвенно-геологические условия Словечанско-Овручской возвышенности. На Юлиевских горах Вулканических Карпат — относительно молодой горной системе неогенового возраста, образованной в основном андрезидами и базальтами, — *Q. polycarpa* растет в условиях холмистого рельефа предгорья и среднегорья (Стойко, 1969б) будучи приуроченным к легкосуглинистым почвам. На Словечанско-Овручской возвышенности *Q. polycarpa* встречается в пределах тех же высот (абсолютная отметка возвышенности 316 м), но почти исключительно на гранитовых и песчаниковых склонах — продуктах выветривания кристаллических пород более древней овручской серии, где почвенный слой тонкий, супесчаный. В тех местах возвышенности, где кристаллические породы погребены под толщей лёсса на глубине 15—20 м, этот вид, а также *Q. petraea* (Смык, 1966) не произрастают.

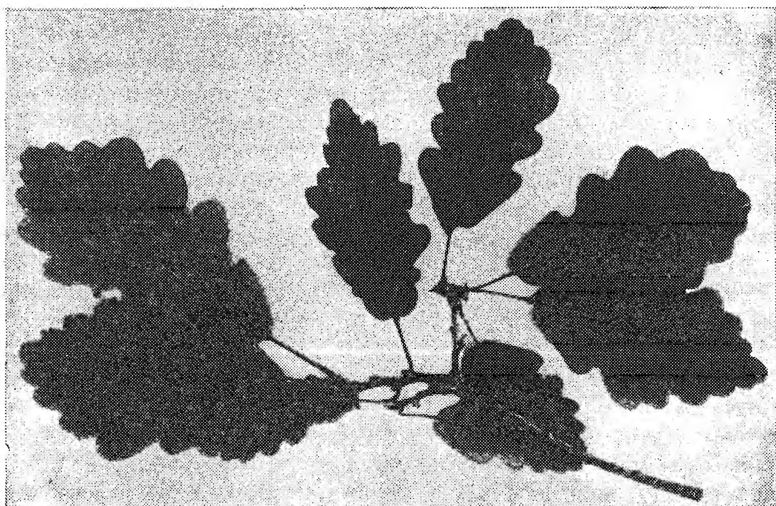


Рис. 2. Генеративный побег *Quercus polycarpa* из урочища «Корниев» Словечанско-Овручской возвышенности (Житомирская обл.). 12 VII 1980.

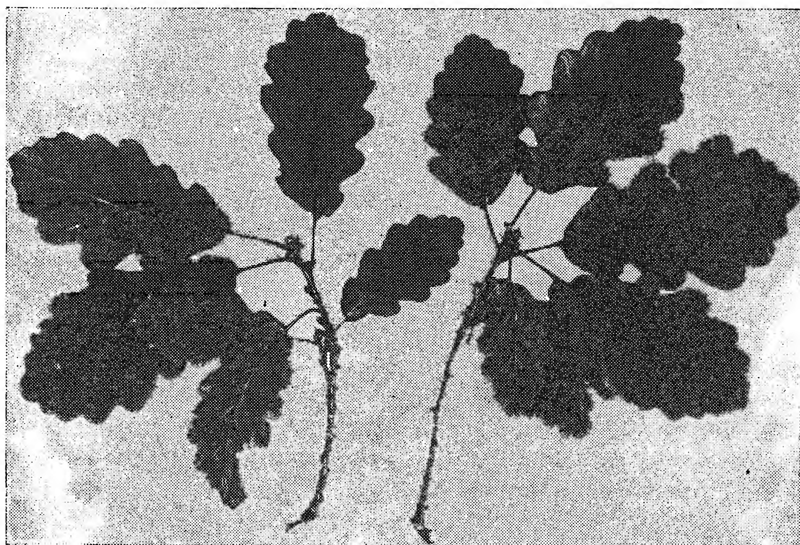


Рис. 3. Генеративный побег *Quercus polycarpa* из урочища «Каменная горка» Словечанско-Овручской возвышенности (Житомирская обл.). 12 VII 1980.

Такие данные говорят в пользу гипотезы о сохранении на Словечанско-Овручской возвышенности, где известны изолированные местонахождения *Q. petraea*, *Hedera helix* L., *Betula obscura* A. Kotula и др., видов, возможно, даже третичного возраста. Конечно, рефугиумный характер возвышенности, сохранившей ряд теплолюбивых средне-западноевропейских видов, налицо, однако в данном конкретном случае мы, кажется, имеем дело с видом гораздо более молодого возраста. При определении места *Q. polycarpa* в филогенетической системе развития видов ser. *Sessiliflorae* Lojacono (=*Eusessilis* Maleev) напрашивается аналогия с фактом преобразования более древнего доледникового реликта *Fagus orientalis* Lipsky в четвертичный *F. sylvatica* L. (Вульф, 1947) через несколько промежуточных форм (*F. taurica* Popl., *F. sylvatica* ssp. *moesiaca* (Maly) Czeczott, *F. sylvatica* var. *podolica* Zapal. — Івченко, 1980), причем в развитии видов рода *Quercus*

большое значение имеют гибридизационные процессы. Так, Ю. Л. Меницкий (1968), отмечая широкое распространение в Европе гибридов *Q. petraea*×*Q. robur*, предполагает, что дифференциация *Quercus petraea* ssp. *petraea* произошла в результате интрогрессивной гибридизации расы, близкой к кавказскому *Q. petraea* ssp. *iberica* (Stev.) Krassiln., с *Q. robur* L. во время миграции данной расы на север из ледниковых рефугиумов. При этом, как нам кажется, могли возникнуть переходные формы, несущие признаки обоих видов, о чем свидетельствуют внешнеморфологические особенности *Q. polycarpa*: недостаточно сформированные, немногочисленные лопасти листьев с неглубокими их выемками; основания листьев тупоплечистые, а не клиновидные, как у *Q. petraea*, и не закругленно-выемчатые, сердцевидные, как у *Q. robur*; плюски толстостенные, а не тонкостенные, как у *Q. robur* и *Q. petraea* ssp. *petraea* (Меницкий, 1971), покрывающие желуди до $^1/_3$ длины, со слегка выпуклыми чешуями. В орографическом отношении *Q. polycarpa* также занимает промежуточные экониши, располагаясь между равнинным *Q. robur* и более горным *Q. petraea*.

Q. polycarpa более близок все же к *Q. petraea* и, как видно из цитируемых работ, нередко определялся как разновидность *Q. petraea* или относился к его синониму. Кроме уже отмеченных выше отличительных особенностей этих видов, следует обратить внимание на то, что у *Q. petraea* листья довольно мягкие (Меницкий, 1968), тонковатые, а у *Q. polycarpa* — большей частью плотные, кожисто-глянцевые. Без специальных исследований с применением методов многомерного статистического анализа (Меницкий, 1966) трудно с достаточной определенностью говорить об отличительных особенностях количественных признаков листовых пластинок, однако очевидно, что у *Q. polycarpa* они несколько короче (приблизительно 7—11 см), чем у *Q. petraea* (10—12 см), и характеризуются меньшей глубиной выемки между лопастями. Кроме того, у *Q. polycarpa* желуди в соплодиях собраны по 8—10, а не по 2—6, как у *Q. petraea*. Характерное для *Q. petraea* опушение нижней части листьев у *Q. polycarpa* не отмечено.

Ареалогически данные виды также различаются достаточно определенно. Если *Q. petraea* s. str., рассматриваемый в последнее время как *Q. petraea* ssp. *petraea* (Меницкий, 1968; Черепанов, 1973; Соколов, 1977), широко распространен в Западной Европе, достигая на севере южной части Скандинавии, на западе — Британских островов, на юге — средиземноморского побережья, произрастая несколько обособленно на Северном Кавказе, то *Q. polycarpa* гораздо более ограничен в своем распространении. Словечанско-Овручская возвышенность является, вероятно, его крайним северным форпостом, на западе он достигает лишь юго-западной части Балканского п-ова, а на востоке не отмечен уже в Крыму.

Между тем филогенетическая близость южноевропейского *Q. polycarpa* и некоторых видов рода *Quercus* Кавказа очевидна. По ряду признаков он родствен *Q. calcarea* Troitzky, отнесенному Меницким (1968) к особой кавказской расе *Q. petraea* ssp. *medwediewii* (A. Camus) Menits. Меницкий (1968) был склонен даже идентифицировать *Q. polycarpa* и *Q. calcarea* (вслед за Д. И. Красильниковым, 1962), но подчеркнул, что последний вид произрастает исключительно на известняковых отложениях. Он отметил также, что *Q. polycarpa* почти всегда встречается в районах контактов *Q. pubescens* Willd. и *Q. petraea*, постоянное скрещивание которых является основной причиной его изменчивости, подобной полиморфизму *Q. calcarea*. Однако, как показали исследования *Q. polycarpa* на Украине, он может произрастать в местах (рис. 1), где *Q. pubescens* отсутствует; последний вид приводится для Закарпатья Фодором (1974) и не отмечен там Стойко (1977), например в Прикарпатье, и, возможно, на Словечанско-Овручской возвышенности.

Q. polycarpa по сравнению с *Q. calcarea* характеризуется и более широкой экологической амплитудой и несколько иными внешнеморфологическими особенностями. Так, глубина выемки между лопастями листьев у *Q. polycarpa* достигает $^1/_3$ ширины полупластинки, а у *Q. calcarea* — $^1/_2$—$^3/_4$.

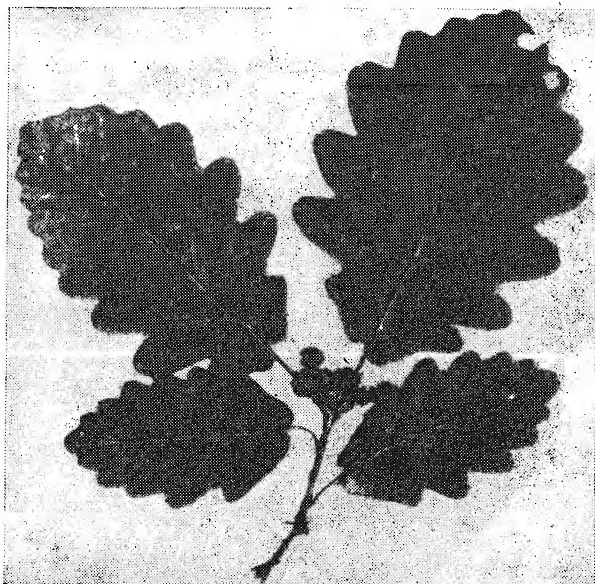


Рис. 4. Экземпляр из Гербария Института ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР (Винницкая обл., Ямпольский р-н, с. Петрашовка, дубовый лес, 13 VIII 1948, Г. Кузнецова), определенный как *Quercus polycarpa* Я. Михалко (28 XI 1977).

Этот признак у последнего вида довольно непостоянен, его автор Н. Д. Троицкий (1931) среди рас *Q. calcarea* указывает и на формы, имеющие незначительную расчлененность листьев. Именно эта особенность и способствовала возникновению предположения об идентичности *Q. polycarpa* и *Q. calcarea.* Но экологическая и географическая обособленность этих видов дополняется и другими их отличительными особенностями, и в первую очередь характером опушения листьев и других вегетативных органов. Листья у *Q. calcarea* в начале вегетации снизу густо шерстисто-войлочные, позже с остатками хлопьевидно-войлочного рыжего опушения, сохраняющегося неправильными пятнами («комками») в нижней части, реже — по всей их поверхности. У *Q. polycarpa* всегда отмечалось лишь слабое опушение главных, реже вторичных жилок на внутренней стороне листьев, состоящее из коротких волосков, которые ничем не напоминают закрученные, с изогнутыми лучами, нередко сцепленные и переплетенные волоски *Q. calcarea.* Как и в сравнении с *Q. petraea*, длина листьев *Q. polycarpa* также несколько меньше, чем у *Q. calcarea* — соответственно 7—11 и 9 (11)—13 (1) см.

Следует отметить, что виденные нами экземпляры *Q. polycarpa* (рис. 2—4) вообще отличаются постоянством признаков, если, конечно, не рассматривать данный вид, а также недавно обнаруженный в Закарпатье (Стойко, 1969а) *Q. dalechampii* Ten. как нечто единое, что иногда практикуется при таксономическом анализе. Эти юго-восточноевропейские географические расы не без основания трактуются как самостоятельные виды (Schwarz, 1964).

В заключение следует отметить, что сделанные нами выводы и предположения нуждаются в дополнительных флористических, эколого-ценотических и филогенетических исследованиях, которые в пределах СССР должны вестись в известных теперь местонахождениях *Q. polycarpa*, а также там, где сосредоточены полиморфные экземпляры *Q. petraea* — в Крыму (Вульф, 1947), Молдавии (Гейдеман, 1975), Белоруссии (Парфенов, 1969; Козловская, Парфенов, 1972) и западной части УССР. При положительных результатах данных исследований можно будет с бóльшим основанием подтвердить или опровергнуть суждения, имевшие место в настоящей работе.

ЛИТЕРАТУРА

Вульф Е. В. (1947). Сем. *Fagaceae* A. Br. В кн.: Вульф Е. В. Флора Крыма, 2, 1. М.; Л., Сельхозгиз. — Гейдеман Т. С. (1975). Определитель высших растений Молдавской ССР, изд. 2-е. Кишинев, Штиинца. — Івченко І. С. (1980). До питання про генезис дендрофлори Полісся. Укр. бот. ж., 36, 1. — Козловская Н. В., Парфенов В. И. (1972). Хорология флоры Белоруссии. Минск, Наука и техника. — Красильников Д. И. (1962). Изменчивость дубов Западного Кавказа и ее таксономическое значение. Автореф. докт. дис. Л. — Лоначевський О. О., Гринь Ф. О. (1952). Порядок Букоцвіті — *Fagales* Engl. В кн.: Флора УРСР. Київ, Вид. АН Укр. РСР. — Малеев В. П. (1936). Род Дуб — *Quercus* L. В кн.: Флора СССР, 5. М.; Л., Изд. АН СССР. — Меницкий Ю. Л. (1966). Использование количественных оценок сходства в систематике. Бот. ж., 51, 3.— Меницкий Ю. Л. (1968). Обзор робуроидных и галлиферных дубов Кавказа. Нов. сист. высш. раст., 5. — Меницкий Ю. Л. (1971). Дубы Кавказа. Л., Наука. — Парфенов В. И. (1969). Изменчивость дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) и дуба скального (*Quercus petraea* Liebl.), произрастающих в Беловежской пуще, и возможность интрогрессивной гибридизации между ними. В кн.: Беловежская пуща (исследования), 3. Минск, Наука и техника. — Смык Г. К. (1965). Дуб скальный *Quercus petraea* Liebl. в Житомирском Полесье. Бот. ж., 50, 8. — Смык Г. К. (1966). Флора и растительные богатства Овручско-Словечанского кряжа. Автореф. канд. дис. Киев. — Соколов С. Я. (1977). Род *Quercus* L. — Дуб. В кн.: Ареалы деревьев и кустарников СССР, 1. Л., Наука. — Стойко С. М. (1969а). Висотно-рослинні ступені Українських Карпат і їх зв'язки з геоморфологічною будовою. Укр. бот. ж., 25, 5. — Стойко С. М. (1969б). Дубовые леса Карпатской горной системы. Автореф. докт. дис. Киев. — Стойко С. М. (1977). Родина Букові — *Fagaceae*. В кн.: Визначник рослин Українських Карпат. Київ, Наукова думка. — Стоянов Н., Стефанов Б. (1948). Флора на България. София. — Фодор С. С. (1974). Флора Закарпаття. Львів, Вища школа. — Троицкий Н. (1931). Предварительные итоги изучения дубов Крымского государственного заповедника и прилегающего района Южного берега Крыма. Ж. русск. бот. общ., 16, 4. — Черепанов С. К. (1973). Свод изменений и дополнений к «Флоре СССР» (тт. I—XXX). Л., Наука. — Beldie A. (1952). Fam. *Fagaceae* A. Br. In: Flora Republicii Populare Romîne, 1. București. — Dobrescu C., Beldie A. (1960). Noi stejari din podisul central Moldovensc. Stud. Cerc. Biol., ser. biol. veg., 12, 3. — Georgescu C., Ciobanu P. (1965). Considerations geographiques et ecologiques sur les espèces de *Quercus* des series *Lanuginosae* et *Sessiliflorae* de Rominie. Rev. Rom. Biol., ser. bot., 10, 3. — Georgescu C., Morareu J. (1948). Monografia stejarilor din Romania. Studii ICEF, 2, 77. — Jávorka S. (1924). Magyar flora (Flora Hungarica), 1. Budapest. — Jávorka S., Soó R. (1951). A magyar növényvilág kézikñyve. Magyarország vadontermó és termesztett növényinek meghatázója, ökológiai ës gazdasági útmutatója, 2. Budapest. — Meusel H., Jäger E., Weinert E. (1965). Verglechende Chorologie der Zentraleuropäischen Flora, 2. Jena. — Schur P. J. F. (1866). Enumeratio plantarum Transsilvaniae. Vindobonae. — Soó R. (1964). A magyar flora es vegetació rendszertani — növény földraizi kezikönyve, 1. Budapest. — Schwarz O. (1937). Monographie der Eichen Europas und Mittelmeergebietes, Textband. Feddes Repert., Sonderbeih. D, 5. — Schwarz O. (1964), *Quercus* L. In: Flora Europaea, 1. Cambridge.

Институт ботаники им. Н. Г. Холодного
АН УССР,
Киев.

Получено 9 IX 1980.

УДК 581.4 : 581.5

В. А. Бурыгин, М. Н. Давлетшина

К СИСТЕМАТИКЕ РОДА *ALHAGI (FABACEAE)*

V. A. BURIGIN, M. N. DAVLETSHINA. TO THE TAXONOMY OF THE GENUS *ALHAGI (FABACEAE)*

Описаны некоторые морфологические и эколого-биологические различия между *Alhagi pseudoalhagi* и *A. sparsifolia* и высказано сомнение в необходимости объединения этих видов.

В статье Г. П. Яковлева «Заметки по систематике рода *Alhagi* Gagneb. (*Fabaceae*)» (Бот. ж., 1979, т. 64, № 12, с. 1794—1799) сказано: «На территории СССР произрастает только один вид рода *Alhagi* Gagneb., а не

пять, как принято во „Флоре СССР“». Далее автор, сравнивая приведенные К. К. Шапаренко (Келлер, Шапаренко, 1933) различия между видами рода *Alhagi*, заключает, что они носят главным образом количественный характер и касаются преимущественно признаков, которые легко варьируют под влиянием условий местообитания. Верблюжья колючка действительно характеризуется высоким полиморфизмом. Однако с утверждением автора о том, что различия носят лишь количественный характер, вряд ли можно согласиться. Между видами рода *Alhagi* существуют и определенные эколого-биологические различия. В этом нас убеждают итоги многолетних наблюдений за особенностями роста и развития сеянцев двух широко распространенных видов верблюжьей колючки *Alhagi pseudoalhagi* (Bieb.) Desv. и *A. sparsifolia* (Shap.) Shap. (Давлетшина, 1975, 1977). Эти исследования проводились в 1971—1975 гг. на экспериментальном участке Института ботаники АН УзССР в 5 км к северо-востоку от Ташкента, на типичных сероземах низких предгорий. Семена *A. sparsifolia* были собраны в предгорьях Туркестанского хребта, *A. pseudoalhagi* — на подгорной равнине вдоль южных склонов Гиссарского хребта.

Наблюдения за особенностями развития надземных органов в течение ряда лет показали, что темпы роста побегов (стеблей и ветвей) у *A. pseudoalhagi* значительно интенсивнее, чем у *A. sparsifolia*. Поэтому растения *A. pseudoalhagi* всегда оказываются заметно выше (80—145 см в трехлетнем возрасте), чем экземпляры *A. sparsifolia* (72—100 см).

Эти особенности в темпах роста и формирования надземных органов в конечном счете приводят к заметным различиям в габитусе кустов. Кусты у *A. pseudoalhagi* высокие, более ветвистые (общее число всех ветвей в среднем на одно растение 318) и более компактные, чем у *A. sparsifolia*, для которого характерна рыхлая, раскидистая форма куста, часто со стелющимися (особенно в первый год вегетации) побегами. Число боковых ветвей в среднем на одно растение 165, т. е. почти в 2 раза меньше, чем у *A. pseudoalhagi*. Заметны различия в листьях. У *A. pseudoalhagi* листья продолговатые, ланцетовидные (отношение длины к ширине составляет у стеблевых листьев 2—3.5), у *A. sparsifolia* листья овальные, почти округлые (отношение длины к ширине составляет всего 1.5—2).

Эти морфологические различия у так называемых подвидов Г. П. Яковлева в природе настолько очевидны, что отнесение их к одному виду крайне сомнительно, тем более что даже в местах совместного обитания *A. pseudoalhagi* и *A. sparsifolia*, как, например, в районах Галляарала, Каттакургана и на подгорной равнине вдоль Туркестанского хребта, мы не наблюдали переходных форм между этими хорошо различимыми видами. Часто обнаруживались и резкие границы, разделяющие местообитания обоих видов.

В репродуктивную фазу развития верблюжья колючка вступает начиная со второго года жизни. Различия между сравниваемыми видами в этом отношении становятся весьма заметными на третьем году жизни. К этому времени у *A. pseudoalhagi* зацветает и плодоносит до 86% растений, у *A. sparsifolia* — не более 46%. Кроме того, цветение у *A. pseudoalhagi* протекает более интенсивно, чем у *A. sparsifolia*.

Имеются существенные различия и в темпах генеративного развития. Число раскрывшихся цветков у *A. pseudoalhagi* составляет в среднем на одно растение 1158 против 795 у *A. sparsifolia*. Эти особенности резко проявляются и в семенной продуктивности. Последняя у *A. pseudoalhagi* почти в 2 раза выше, чем у *A. sparsifolia* (у первого вида в среднем на одно растение формируется около 1400 полноценных семян, у второго — всего 792). Подобные резкие различия в репродуктивной способности вряд ли могут лежать в пределах одного вида.

Биологические различия между сравниваемыми видами проявляются и в других показателях. Так, число генеративных побегов (ветвей) у *A. pseudoalhagi* в трехлетнем возрасте в 8 раз больше, чем у *A. sparsifolia*, причем эта особенность отчетливо проявлялась уже с момента

вступления в генеративную фазу (второй год вегетации). Кроме того, к моменту созревания семян у *A. pseudoalhagi* значительная часть листьев опадала, что не наблюдалось у *A. sparsifolia*. Эта особенность отмечалась и ранее (Келлер, Шапаренко, 1933).

Резюмируя изложенное, мы полагаем, что объединение Яковлевым видов *A. pseudoalhagi* и *A. sparsifolia*, имеющих различные морфологические, экологические и биологические признаки, в один вид является искусственным и вряд ли может быть принято.

ЛИТЕРАТУРА

Давлетшина М. Н. (1975). Некоторые биологические особенности семян янтака (*Alhagi pseudoalhagi* и *A. sparsifolia*), пути повышения их всхожести и особенности развития сеянцев. Автореф. канд. дис. Ташкент. — Давлетшина М. Н. (1977). Особенности развития сеянцев янтака в условиях культуры в первом—третьем годах жизни в первом и втором поколениях. В кн.: Полупустыни Узбекистана и их фитомелиорация. Ташкент, Изд. Фан. — Келлер Б. А., Шапаренко К. К. (1933). Материалы к систематико-экологической монографии рода *Alhagi* Tourn. ex Adans. Сов. бот., 3—4. — Шапаренко К. К. (1948). Род *Alhagi* Adans. В кн.: Флора СССР, 13. М., Л. Изд. АН СССР. — Яковлев Г. П. (1979). Заметки по систематике рода *Alhagi* Gagneb. (*Fabaceae*). Бот. ж., 64, 12.

Ташкентский сельскохозяйственный институт,
Институт ботаники АН УзССР,
Ташкент.

Получено 10 VII 1980.

УДК 582.675 (571.51/54) : 576.312.32/.38

Н. С. Водопьянова, Р. Е. Крогулевич

О ВИДАХ РОДА *RANUNCULUS (RANUNCULACEAE)* ИЗ СРЕДНЕЙ СИБИРИ

N. S. VODOPYANOVA, R. E. KROGULEVICH. ON THE SPECIES OF THE GENUS *RANUNCULUS* (*RANUNCULACEAE*) FROM MIDDLE SIBERIA

Сообщается о корреляционной зависимости между морфологическим строением листовой пластинки и числом хромосом у представителей рода *Ranunculus* с территории Средней Сибири. Высказывается мнение о возможных путях возникновения формы *R.* aff. *monophyllus* с хромосомным числом 2n=40. У *R. gmelinii* s. l. описаны морфологические различия и особенности распространения растений в меридиональном направлении.

Во время экспедиций в различные районы Средней Сибири[1] авторы данной статьи собрали материал, который послужил основой для сравнительно-морфологического и кариологического анализов некоторых представителей рода *Ranunculus* L. Приводим результаты исследования.

На плато Путорана (Заенисейский Север) в ряде пунктов были отмечены образцы лютика, по общему габитусу и строению листовой пластинки приближающиеся к *Ranunculus monophyllus* Ovcz. От типичных экземпляров этого вида они отличаются глубоко (до $^1/_2$—$^3/_4$) трехлопастными прикорневыми листьями с крупнозубчатыми боковыми лопастями и голыми орешками (рис. 1, *а*, *б*). В 1971 г. на оз. Хакома их обнаружил Ю. Н. Петроченко и определил как гибридную форму *R. monophyllus* и *R. affinis* R. Br.

Позднее они были встречены на оз. Баселак, а за пределами Путораны — в бассейне р. Хатанга. В 1978 г. аналогичные экземпляры найдены на западе Якутской АССР, в бассейне р. Арга-Сала. О существова-

---

[1] Под Средней Сибирью понимается исторически сложившееся название территории, расположенной между реками Енисей и Лена («Средняя Сибирь», 1964).



Рис. 1. *Ranunculus* aff. *monophyllus*.
а — общий вид, *б* — форма прикорневых листьев.

нии таких форм в Арктике и вероятном их гибридном происхождении писал А. И. Толмачев (1971).

Кариологическое изучение образцов с Путораны (оз. Хакома) и из Якутии показало у них идентичное хромосомное число 2n=40. Такое число хромосом в роде *Ranunculus* — редкое явление. Оно могло возникнуть только в результате гибридизации видов или рас с 32 и 48 хромосомами. Следовательно, обнаруженный лютик (*R.* aff. *monophyllus*) имеет гибридное происхождение. Однако остается открытым вопрос о его исходных формах. Такими формами, возможно, были *R. affinis* и *R. monophyllus*. Судя по исследованиям одного из авторов (Крогулевич, 1976, 1978) и нашим совместным исследованиям последних лет на территории Средней Сибири (р. Фомич в Таймырском автономном округе, р. Могды в Якутской АССР, селения Наканно и Ербогачен в Иркутской обл.), у *R. monophyllus* широко представлена кариологи-

ческая раса 2n=32. Раса с 2n=48 обнаружена лишь на Камчатке (Соколовская, 1963), а с 2n=16, 40 — во флоре Приобья (Карташова и др., 1974). Для *R. affinis* также более обычна кариологическая раса 2n=32. Это показали исследования на плато Путорана и в Таймырском автономном округе. То же число хромосом отмечено у образцов с Чукотки (Жукова, 1967; Жукова, Тихонова, 1971; Жукова, Петровский, 1972) и только для Гренландии приводится раса 2n=48 (Böcher, Larsen, 1950). Районы совместного произрастания разнохромосомных рас *R. affinis* и *R. monophyllus* (2n=32 и 48) пока неизвестны. Остается предположить, что гибридная форма 2n=40 появилась в результате скрещивания исходных видов с равным числом хромосом (2n=32) через образование промежуточных гибридов с 48 хромосомами, возникших при слиянии редуцированных (n=16) и нередуцированных (n=32) гамет.

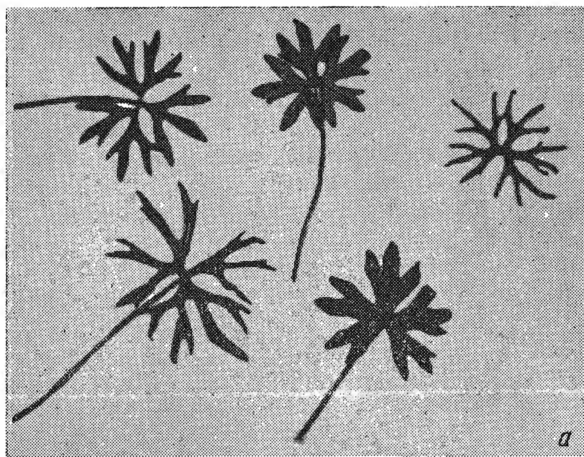
Не исключено, что возникновение *R.* aff. *monophyllus* произошло в результате внутривидового скрещивания. Исходными формами в данном случае явились кариологические расы одного из рассматриваемых видов или других близкородственных из секции *Euauricomus* Ovcz., для которых известно большое разнообразие хромосомных чисел и среди них есть 2n=32 и 48 (ХЧЦР, 1969). Последующее накопление данных о морфологическом строении и кариологии этих видов в разных частях ареала позволит высказать более определенное суждение о путях возникновения, а также о ранге и систематическом положении найденной формы.

Систематика широко распространенного (циркумполярного) вида *R. gmelinii* DC. s. l. до сих пор изучена недостаточно. Для него характерна большая изменчивость морфологических признаков (Крылов, 1931; Овчинников, 1937), что послужило основанием для выделения внутри вида нескольких разновидностей: var. *aquatilis* (Ledeb.) Litv., var. *repens* (Regel) Kryl., var. *heterophyllus* Ganesch. Морфологическая неоднородность вида подтверждается существованием в разных частях его ареала хромосомных рас 2n=16, 32 (Соколовская, 1958; Жукова, 1966; Жукова, Петровский, 1977, и др.). Наши исследования в Сибири дали аналогичные результаты. Диплоидные растения (2n=16) были обнаружены в Таймырском автономном округе (р. Сындаско), в Якутской АССР (р. Могды), Иркутской обл. (сел. Наканно) и Восточном Саяне (хр. Тункинский — Крогулевич, 1978); полиплоидные (2n=32) — в Таймырском автономном округе (реки Фомич, Сындаско) и в Иркутской обл. (сел. Ербогачен). Совместное произрастание обеих форм отмечено в бассейне р. Сындаско. На плато Путорана обнаружена, кроме того, раса с 24 хромосомами, рассматриваемая нами как полиплоидная.

Полученные данные по кариологии среднесибирских образцов мы попытались сопоставить с их морфологическим строением. В результате для каждой из кариологических рас выявился ряд коррелирующих морфологических признаков, среди которых наиболее существенный — строение листовой пластинки. Размер цветков менее надежен. Характерно, что в арктической части ареала *R. gmelinii* (р. Сындаско) соотношение между величиной цветков и плоидностью устойчивое. Эти данные совпадают с наблюдениями П. Г. Жуковой и В. В. Петровского (1977, 1980), проведенными на образцах из Западной Чукотки. Диплоидные растения обычно мелкоцветковые, полиплоидные — с цветками до 10—14 мм в диам. В лесотундровой и лесной зонах эту зависимость подтвердить не удалось.

Ниже приводим две группы растений, выделенные по соотношению хромосомных чисел и морфологическому строению листовой пластинки:

а) Диплоидная раса (2n=16). Плавающие (не погруженные) листовые пластинки у водных растений, а также воздушные у водных и наземных растений, 5—15 мм в диам., в очертании округлые или округло-треугольные, почти до основания 3-раздельные, средняя доля 3-зубчатая, боковые вильчато дважды-трижды зубчатые, реже менее рассеченные, при осно-



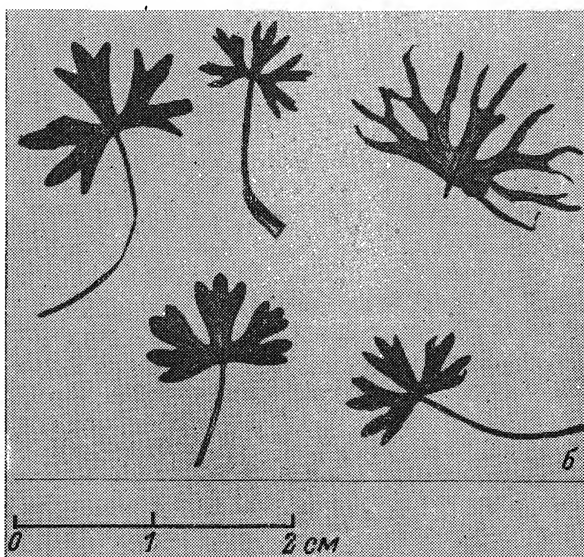


Рис. 2. Листовые пластинки *Ranunculus gmelinii*.

а — диплоидная раса, *б* — полиплоидная раса.

вании с неширокой выемкой между долями или доли сходящиеся (рис. 2, *а*).

б) Полиплоидная раса (2n=24, 32). Листовые пластинки 4—8 мм дл., 7—15 мм шир., в очертании почковидные, с широкосердцевидным усеченным или даже клиновидным основанием; в отличие от предыдущей расы боковые доли в большинстве случаев менее сложно устроенные, вильчато просто или дважды зубчатые или пластинка не разделена на доли — 3—5-зубчатая (рис. 2, *б*).

Обнаруженные различия в морфологическом строении листовой пластинки были использованы в качестве косвенного признака для установления плоидности имеющихся в нашем распоряжении среднесибирских гербарных образцов *R. gmelinii* с целью последующего выяснения особенностей их распределения в меридиональном направлении. Наметилась такая тенденция. В северной части Средней Сибири встречаются обе расы, но обычнее здесь полиплоидная раса. В более южных широтах преобладают диплоидные растения. На Восточном Саяне все изученные образцы отнесены к диплоидам. Раса с 2n=16 известна

с северо-восточного побережья оз. Байкал. Таким образом, диплоидная раса занимает более широкий ареал. Возникновение полиплоидной расы происходило, очевидно, в пределах ареала диплоидной и связано с его северной частью.

Таксономический ранг анализируемых кариологических рас *R. gmelinii* установить пока трудно из-за недостатка сведений о корреляционной зависимости между числом хромосом, морфологией и экологией растений из других частей ареала.

ЛИТЕРАТУРА

Жукова П. Г. (1966). Числа хромосом у некоторых видов растений Северо-Востока СССР. Бот. ж., 51, 10. — Жукова П. Г. (1967). К познанию хромосомных чисел растений Крайнего Северо-Востока СССР. Бот. ж., 52, 7. — Жукова П. Г., Петровский В. В. (1972). Хромосомные числа некоторых цветковых растений острова Врангеля, II. Бот. ж., 57, 4. — Жукова П. Г., Петровский В. В. (1977). Хромосомные числа некоторых видов растений Западной Чукотки. III. Бот. ж., 62, 8. — Жукова П. Г., Петровский В. В. (1980). Хромосомные числа и таксономия некоторых видов растений Анюйского нагорья. Бот. ж., 65, 5 — Жукова П. Г., Тихонова А. Д. (1971). Хромосомные числа некоторых видов растений Чукотки. Бот. ж., 56, 6. — Карташова Н. Н., Малахова Л. А., Козлова А. А., Дуброва Н. А. (1974). Числа хромосом у ряда полезных растений из природных популяций флоры Приобья. В кн.: Биология и биофизика. Томск, Изд. Томск. унив. — Крогулевич Р. Е. (1976). Роль полиплоидии в генезисе флоры Путорана. В кн.: Флора Путорана. Новосибирск, Наука. — Крогулевич Р. Е. (1978). Кариологический анализ видов флоры Восточного Саяна. В кн.: Флора Прибайкалья. Новосибирск, Наука. — Крылов П. Н. (1931). Флора Западной Сибири, 5. Томск, Изд. Томск. отд. Русск. бот. общ. — Овчинников П. Н. (1937). Род Лютик — *Ranunculus* L. В кн.: Флора СССР, 7. М.; Л., Изд. АН СССР. — Соколовская А. П. (1958). Соотношение между числом хромосом и величиной пыльцевых зерен у арктических видов *Ranunculaceae* и *Saxifragaceae*. Бот. ж., 43, 8. — Соколовская А. П. (1963). Географическое распространение полиплоидных видов растений. (Исследование флоры полуострова Камчатки). Вест. ЛГУ, сер. биол., 3, 15. — Средняя Сибирь (1964). М., Наука. — Толмачев А. И. (1971). Род *Ranunculus* L. В кн.: Арктическая флора СССР, 6. Л., Наука. — Хромосомные числа цветковых растений. (1969). Под ред. Ан. А. Федорова. Л., Наука. — Böcher T. W., Larsen R. (1950). Chromosome numbers of some arctic or boreal flowering plants. Meddel. Grönl., 147, 6.

Центральный
сибирский ботанический сад СО АН СССР,
Новосибирск.

Получено 22 VII 1980.

НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.89 (479)+(57)

М. Г. Пименов, Е. В. Клюйков

TAMAMSCHJANIA — НОВЫЙ РОД *UMBELLIFERAE* ФЛОРЫ КАВКАЗА И ПЕРЕДНЕЙ АЗИИ

M. G. PIMENOV, E. V. KLUYKOV. *TAMAMSCHJANIA* — A NEW GENUS OF *UMBELLIFERAE* OF THE FLORA OF THE CAUCASUS AND THE FORE ASIA

При изучении карпологических и других признаков редкого вида *Eleutherospermum lazicum* показано существенное отличие его не только от типового вида этого рода — *E. cicutarium*, но и от других родов трибы *Pleurospermieae*, к которой относится род *Eleutherospermum*. По комплексу признаков внешней и внутренней морфологии вегетативных и генеративных органов этот вид принадлежит к трибе ортоспермных зонтичных *Ligusticeae*, но не может быть сведен ни к роду *Ligusticum* s. str., ни к другим родам этой трибы. Вид выделен нами в новый монотипный род *Tamamschjania*.

При изучении группы кампилоспермных зонтичных, объединяемых в трибу *Pleurospermieae* Tausch. и включающей роды *Pleurospermum* Hoffm., *Aulacospermum* Ledeb., *Eleutherospermum* C. Koch и *Hymenolaena* DC., мы обратили внимание на своеобразные особенности морфологии редкого и малоизвестного кавказско-переднеазиатского вида *Eleutherospermum lazicum* Boiss. et Bal. Жизненная форма этого растения уникальна в пределах трибы: это многолетний поликарпик с плагиотропными ползучими корневищами. Весьма редкой, хотя и не уникальной в этой трибе является и темно-красная окраска лепестков *E. lazicum*; в роде же *Eleutherospermum* она резко отделяет этот вид от типа рода *E. cicutarium* (Bieb.) Boiss.

Для нас стало очевидным, что рассматриваемый вид принадлежит к числу критических и что для выяснения его таксономического положения совершенно необходимо детальное изучение структуры плода. Тип рода *Eleutherospermum* — *E. cicutarium* — имеет ряд специфических карпологических особенностей — глубокую выемку в эндосперме с комиссуральной стороны, экзокарп из довольно крупных клеток с утолщенными оболочками и (что отражено в самом названии рода) свободное расположение семени в плоде. Эти особенности позволяют обосновать самостоятельность рода *Eleutherospermum* по отношению к центральному в трибе близкому роду *Aulacospermum* (Клюйков и др., 1976).

В таксономической и флористической литературе (Boissier, 1872; Шишкин, 1950; Тамамшян, 1967; Chamberlain, 1973; Манденова, 1973) при описании *E. lazicum* отсутствует характеристика строения его плодов; карпологические описания рода *Eleutherospermum* в этих работах основаны на признаках плодов *E. cicutarium*. Видимо, это связано с тем, что в гербарных коллекциях сборы *E. lazicum* представлены главным образом цветущими экземплярами. Лишь в работе Е. А. Буш (1931), описавшей новый вид *E. rubellum* E. Busch, позже включенный в состав *E. lazicum* (Шишкин, 1950), есть рисунок поперечных срезов плодов, но на них схематично изображен лишь перикарп. В 1976 г. во время экспедиции на Северный Кавказ нам удалось найти этот редкий вид

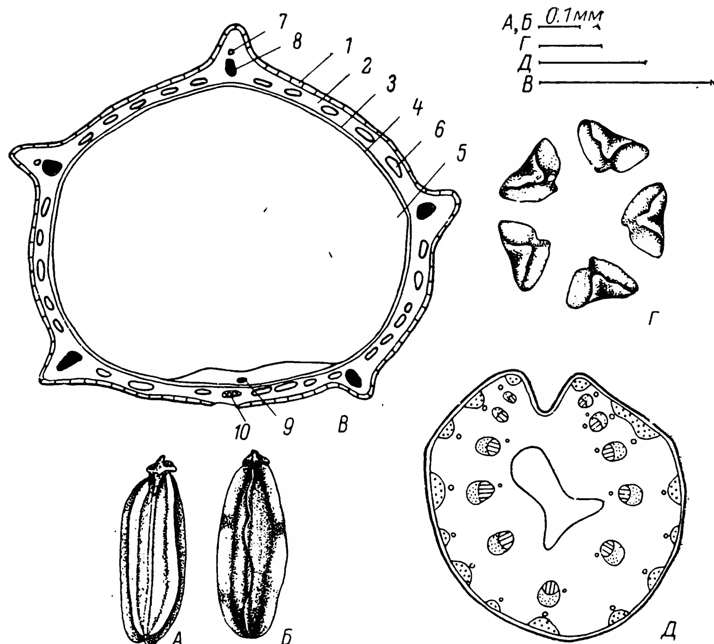


Рис. 1. *Tamamschjania lazica.*

А — внешний вид мерикарпия с комиссуральной стороны, *Б* — то же со спинки, *В* — схема поперечного среза через середину зрелого мерикарпия, *Г* — лепестки, *Д* — схема поперечного среза черешка прикорневого листа. *1* — экзокарп, *2* — мезокарп, *3* — эндокарп, *4* — семенная оболочка, *5* — эндосперм, *6* — ложбиночные секреторные канальцы, *7* — реберные секреторные канальцы, *8* — реберные проводящие пучки, *9* — проводящий пучок фуникулуса, *10* — одревесневшие клетки мезокарпа.

Образец: Карачаево-Черкесская автономная область, Тебердинский заповедник, от кордона Гоначхир до Клухорского перевала, № 341, 9 VII 1976. М. Г. Пименов (MW).

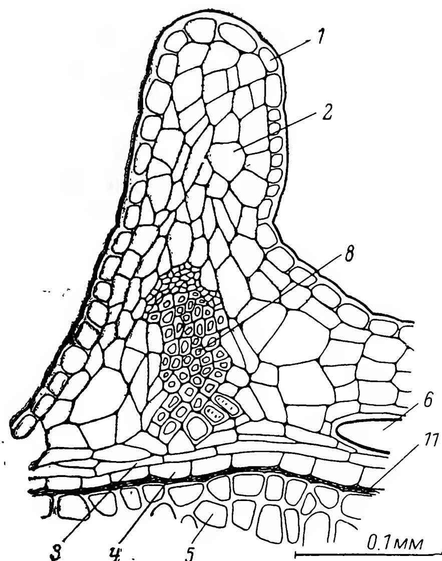
в верховьях р. Теберды; однако и эти растения были в фазе бутонизации. Собранные там же (р. Гоначхир) живые растения были высажены на участке систематики зонтичных Ботанического сада Московского государственного университета и в 1978—1980 гг. цвели и плодоносили. Это позволило нам собрать плоды на разных фазах развития и проследить в деталях особенности их структуры (рис. 1, 2).

Первая особенность, которая не могла не броситься в глаза — это форма эндосперма. Эндосперм у *E. lazicum* оказался совершенно плоским с комиссуральной стороны! Как бы ни трактовать вопросы систематики трибы *Smyrnieae*, принимать ли ее в классическом широком объеме или разделить ее на ряд более мелких естественных триб (одна из них — триба *Pleurospermieae*), форма эндосперма в сочетании с паренхиматическим перикарпом остается характерным признаком в этой группе кампилоспермных зонтичных. Поэтому *E. lazicum* должен быть исключен и из *Smyrnieae* s. l., и из *Pleurospermieae* и, конечно, из рода *Eleutherospermum.* Отсутствие близости с родом *Eleutherospermum* подтверждается еще и тем, что у *E. lazicum* семя не лежит свободно, но семенная оболочка, как это бывает обычно у зонтичных, срастается с внутренними слоями перикарпа. Экзокарп у *E. lazicum* состоит из довольно мелких клеток, а поверхность плода не имеет характерной для рода *Aulacospermum* и для *Eleutherospermum cicutarium* ячеистой структуры. Таким образом, для этого вида надо искать новое положение в системе *Umbelliferae*, вне родства *Aulacospermum—Eleutherospermum.*

Обратившись к анализу всего комплекса признаков внешней и внутренней морфологии вегетативных и генеративных органов, мы пришли к выводу, что рассматриваемый вид находит свое место в группе ортоспермных зонтичных родства *Ligusticum* (*Ligusticeae* Calest.). Такие

Рис. 2. *Tamamschjania lazica.*

Фрагмент поперечного среза мерикарпия в области спинного ребра. *11* — лизированные клетки нуцеллуса и интегумента. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.



особенности, как горизонтальные корневища, полые стебли и черешки (рис. 1), а также красные и фиолетовые лепестки, отсутствие зубцов чашечки нередко встречаются в разных таксонах *Ligusticeae*; вполне типично для этой группы и строение плода *E. lazicum*. С другой стороны, однако, комплекс признаков, свойственный *E. lazicum*, мы не находим ни у одного из 12 известных родов *Ligusticeae*, обзор которых был дан сравнительно недавно (Leute, 1969, 1970). Следовательно, *E. lazicum* относится к особому, еще не выделенному роду. Этот род описывается ниже под названием *Tamamschjania*; этим мы отдаем дань уважения памяти Софии Георгиевны Тамамшян, нашей старшей современнице, знатоку и монографу *Umbelliferae*, в частности Кавказа и Передней Азии.

Tamamschjania M. Pimen. et Kljuykov gen. nova. (*Umbelliferae — Ligusticeae*). — Plantae perennes polycarpicae, glabrae, rhizomatibus horizontalibus, caulibus et petiolis fistulosis, laminis foliorum bi-tripinnatisectis, lobis terminalibus ovato-oblongis decurrentibus. Umbellae terminales, 6—10-radiatae, umbellulae 9—13-florae, involucri involucellique phyllis 1—4, lanceolatis vel subulatis. Dentes calycini obsoleti. Petala roseo-violacea vel atro-violacea, late triangulata, basi cuneata, apice lata, obtusa, inflexa. Fructus ambitu ovales, a laterribus vix compressi, carpophoris in dimidio superiore bipartitis, stylopodiis breviter conicis, stylodiis dorso reflexis, mericarpiis jugis dorsalibus anguste alatis vix undulatis, marginalibus minoribus, sectione transversali subrotundis vel pentagonis, exocarpio unistratoso, commissura angusta, mesocarpio parenchymatico, endocarpio tenui unistratoso, vittis vallecularibus numerosis (4—6), commissuralibus 6—8, jugalibus solitariis minoribus; endospermium ventre planum.

Typus: **T. lazica (Boiss. et Bal. M. Pimen. et Kljuykov comb. nov.** (*Eleutherospermum lazicum* Boiss. et Bal. 1872, in Boiss., Fl. Or. 2 : 924).

Affinitas. Genus nostrum ad gregem (tribum?) *Ligusticeae* Calest. refertur; a genere typico *Ligusticum* L. (sensu stricto: *L. scothicum* L. et *L. hultenii* Fern.) forma loborum terminalium foliorum, dentibus calycinis obsoletis, petalis roseo-violaceis vel atro-violaceis (non albis), carpophoris partium (non omnino) bipartitis, jugis mericarpii marginalibus non dilatatis, seminibus totum lumen pericarpii replentibus bene distinguitur.

Классификация видов и родов *Ligusticeae* сопряжена с трудностями и в настоящее время находится в стадии критической переработки. В связи с этим сегодня нелегко провести полное сравнение рода *Tamamschjania* со всеми родами *Ligusticeae*. При формальном (Leute, 1969, 1970) разграничении крупных родов в группе по числу секреторных канальцев в ложбинках мерикарпиев (по одному — *Selinum* L. incl. *Cnidio* Cuss.; по нескольку — *Ligusticum* L. s. l.) род *Tamamschjania* ближе к последней группе. Поэтому-то мы в диагнозе сравниваем новый род именно с родом *Ligusticum*. Однако род *Ligusticum* в понимании G. Leute очень неоднороден (Тихомиров, 1973); не исключено, что в процессе пересмотра

его систематики некоторые виды рода *Ligusticum* s. l. могут оказаться ближе к установленному нами роду, чем к типу рода *L. scothicum*. Среди особенностей *L. scothicum* и близкого к нему *L. hultenii* следует обратить внимание на то, что у этих двух видов семена занимают в плоде лишь часть (половину или менее) объема внутренней полости, образованной перикарпием; остальная часть этой полости свободна и заполнена воздухом. Видимо, это своеобразное приспособление к распространению плодов водой, так как оба вида рода *Ligusticum* s. str. — растения. исключительно связанные в своем распространении с литоралями морских побережий.

ЛИТЕРАТУРА

Б у ш Е. А. (1931). Новый вид рода *Eleutherospermum* C. Koch с Кавказа. Тр. Бот. музея АН СССР, 23. — К л ю й к о в Е. В., П и м е н о в М. Г., Т и х о м и р о в В. Н. (1976). Ревизия рода *Aulacospermum* Ledeb. (*Umbelliferae—Apioideae*). I. Границы и система рода. Бюл. МОИП, отд. биол., 81, 4. — М а н д е н о в а И. П. (1973). Род *Eleutherospermum* C. Koch, Свободосемянник. В кн.: Флора Армении, 6. Ереван, Изд. АН АрмССР. — Т а м а м ш я н С. Г. (1967). Род *Eleutherospermum* C. Koch — Элеутероспермум. В кн.: Г р о с с г е й м А. А. Флора Кавказа, изд. 2-е, 7. Л., Наука. — Т и х о м и р о в В. Н. (1973). *Paraligusticum* V. Tichom. gen. nov. — новый род из семейства *Umbelliferae*. Бюл. МОИП, отд. биол., 78, 1. — Ш и ш к и н Б. К. (1950). Род Свободосемянник — *Eleutherospermum* C. Koch. В кн.: Флора СССР, 16. М.; Л., Изд. АН СССР. — B o i s s i e r E. (1872). Flora Orientalis, 2. Genevae et Basileae. — C h a m b e r l a i n D. F. (1973). *Eleutherospermum* C. Koch. In: Flora of Turkey and the East Aegean Islands. Ed. by P. Davis. 4. Edinburgh. — L e u t e G. (1969, 1970). Untersuchungen über den Verwandtschaftskreis der Gattung *Ligusticum* L. (*Umbelliferae*), 1, 2. Ann. Naturh. Mus. Wien, 73, 74.

Московский государственный университет.

Получено 19 I 1981.

УДК 005 : 582.542.1

Е. Б. Алексеев

НОВЫЕ ТАКСОНЫ РОДА *FESTUCA (POACEAE)* ИЗ МЕКСИКИ И ЦЕНТРАЛЬНОЙ АМЕРИКИ

E. B. A L E X E E V. THE NEW TAXA OF THE GENUS *FESTUCA* (*POACEAE*) FROM MEXICO AND CENTRAL AMERICA

Описаны новые для науки виды рода *Festuca*: 5 видов из Мексики, 3 из Гватемалы и 1 из Панамы. Выделены один новый подрод и одна новая секция этого рода, включающие распространенные в указанных странах виды.

Овсяницы Мексики и Центральной Америки очень слабо изучены в таксономическом отношении. Заслуживают внимания лишь немногие критические обработки мексиканских и центральноамериканских таксонов рода (Piper, 1906; Hitchcock, 1913, 1930; Saint-Yves, 1925; Swallen, 1943, 1955), однако и они были выполнены на основе очень небольшого, фрагментарного материала.

Мы просмотрели и определили многочисленные экземпляры овсяниц Мексики и Центральной Америки, хранящиеся в Гербариях Москвы (MHA), Ленинграда (LE), Вашингтона (US), Брюсселя (BR), Берлина (B), Парижа (P), Копенгагена (C) и Упсалы (UPS), в том числе типовые образцы почти всех описанных ранее из этих стран видов. Выяснилось, что род *Festuca* в Мексике и Центральной Америке включает значительно больше видов, чем считалось ранее, а некоторые виды настолько своеобразны, что не могут быть отнесены к известным евразиатским и североамериканским внутриродовым подразделениям. Эти подразделения

и новые виды из Мексики, Гватемалы и Панамы мы описываем ниже.

Subgen. *Drymanthele* V. Krecz. et Bobr. 1934, Фл. СССР, 2 : 532.

Lectotypus: *F. drymeja* Mert. et Koch.

Sect. *Texanae* E. Alexeev, 1980, Новости сист. высш. раст. 17 : 44.

Typus: *F. versuta* Beal.

F. aguana E. Alexeev sp. nov. — *F. amplissima* auct. non Rupr.: Hitchc. 1930, Contr. US Nat. Herb. 24, 9 : 574, p. p.; Swallen, 1955, Publ. Field Columb. Mus. bot. ser. 24, 2 : 134, p. p. — Planta perennis, rhizomatosa. Innovationes extravaginales, ima basi foliis squamiformibus coriaceis destitutae. Vaginae fissae, leves, in fibras longitudinales non solutae. Ligulae brevissimae (usque ad 0.2—0.4 mm lg.), truncatae. Laminae foliorum virides, omnes planae vel planiusculae, multinerves, 2.5—7 mm lt., leves, supra ecostatae, fasciculis sclerenchymaticis cum nervis conjunctis et marginalibus, cellulis bulliformibus instructae. Culmi leves, 80—160 cm alti. Paniculae laxae, 20—30 cm lg., axe et ramulis levibus vel sublevibus. Spiculae virides, ovatae, 6.5—7.5 mm lg., 1—2 (3)-florae. Lemmata lanceolata, levia, nervis 5 obscuris instructa, (5.5) 6—7.5 mm lg., apice inermia, nec bidenticulata. Paleae secus carinas usque ad $^1/_3$ trichomatibus usque ad 20—40 mkm lg. tectae. Antherae 1.7—2 mm lg. Ovarium apice hispidulum. Caryopsis (?) libera, ventre profunde excavata, macula hilari caryopsidi fere aequali.

Typus: Guatemala, volcano Agua, open woods, middle altitudes, 2000—3500 m, n° 9126, 5 XII 1911, A. S. Hitchcock (US).

Paratypi: Guatemala, State of Sacatepequez, forest thickets, moist shaded banks and adjacent, open areas, along trail in oak zone on volcan de Agua, above Santa Maria, 7000—8000 ft., n° 16 987, 6 IX 1959, C. R. Bell, J. A. Duke (US); Guatemala, depart. Huehuetenango, above San Juan Ixcoy, Sierra de los Cuchumatanes, on high bluff in upper reaches of barranco, 2400 m, n° 50 067, 4 VIII 1942, J. A. Steyermark (US); Guatemala, depart. Huehuetenango, Cumbre Papal, between summit and La Libertad, 1800—3000 m, n° 50 957, 19 VIII 1942, id. (US).

Affinitas. A specie proxima *F. versuta* Beal laminis foliorum levibus (nec supra scabris), spiculis 1—3 (nec 4—6)-floris, nervis lemmatum omnibus (nec intermediis tantum) obscuris, antheris brevioribus (1.7—2, nec 2.5—3.5 mm lg.) differt. A *F. amplissima* Rupr. vaginis in fibras longitudinales non solutis, laminis foliorum levibus (nec scabris), spiculis 1—3 (nec 4—6)-floris, lemmatibus levibus (nec dorso scabris), antheris brevioribus (1.7—2, nec 3—4 mm lg.), ovario apice hispidulo (nec glabro) differt.

Вид, сходный с распространенной в тенистых лесах Техаса *F. versuta* габитуально и такими признаками, как плоские безреберные пластинки листьев (рис. 1, *а*) и волосистая завязь (рис. 1, *г*), но отличающийся от нее с обеих сторон гладкими (а не шероховатыми сверху) пластинками листьев, гладкими или почти гладкими (а не шероховатыми) веточками метелки, малоцветковыми колосками (рис. 1, *б*), нижними цветковыми чешуями со всеми пятью (а не с двумя промежуточными) неясными жилками (рис. 1, *в*) и более мелкими пыльниками. A. Hitchcock (1930) отнес типовой образец *F. aguana* к обычному в горных лесах Мексики и Центральной Америки виду *F. amplissima*. Однако от этого вида *F. aguana* легко отличается многими указанными выше существенными признаками и даже внешне: влагалища отмерших листьев у *F. aguana* не распадаются на продольные волокна, как у *F. amplissima*.

Sect. *Ruprechtia* E. Alexeev, 1980, l. c.: 45.

Typus: *F. amplissima* Rupr.

У видов этой секции в отличие от видов предыдущей завязь голая (рис. 1, *ж*).

F. jaliscana E. Alexeev sp. nov. — Planta perennis, rhizomatosa. Innovationes extravaginales, ima basi foliis squamiformibus coriaceis destitutae. Vaginae fissae, leves, in fibras longitudinales non solutae. Ligulae brevissimae (usque ad 0.5 mm lg..), truncatae, margine breviter

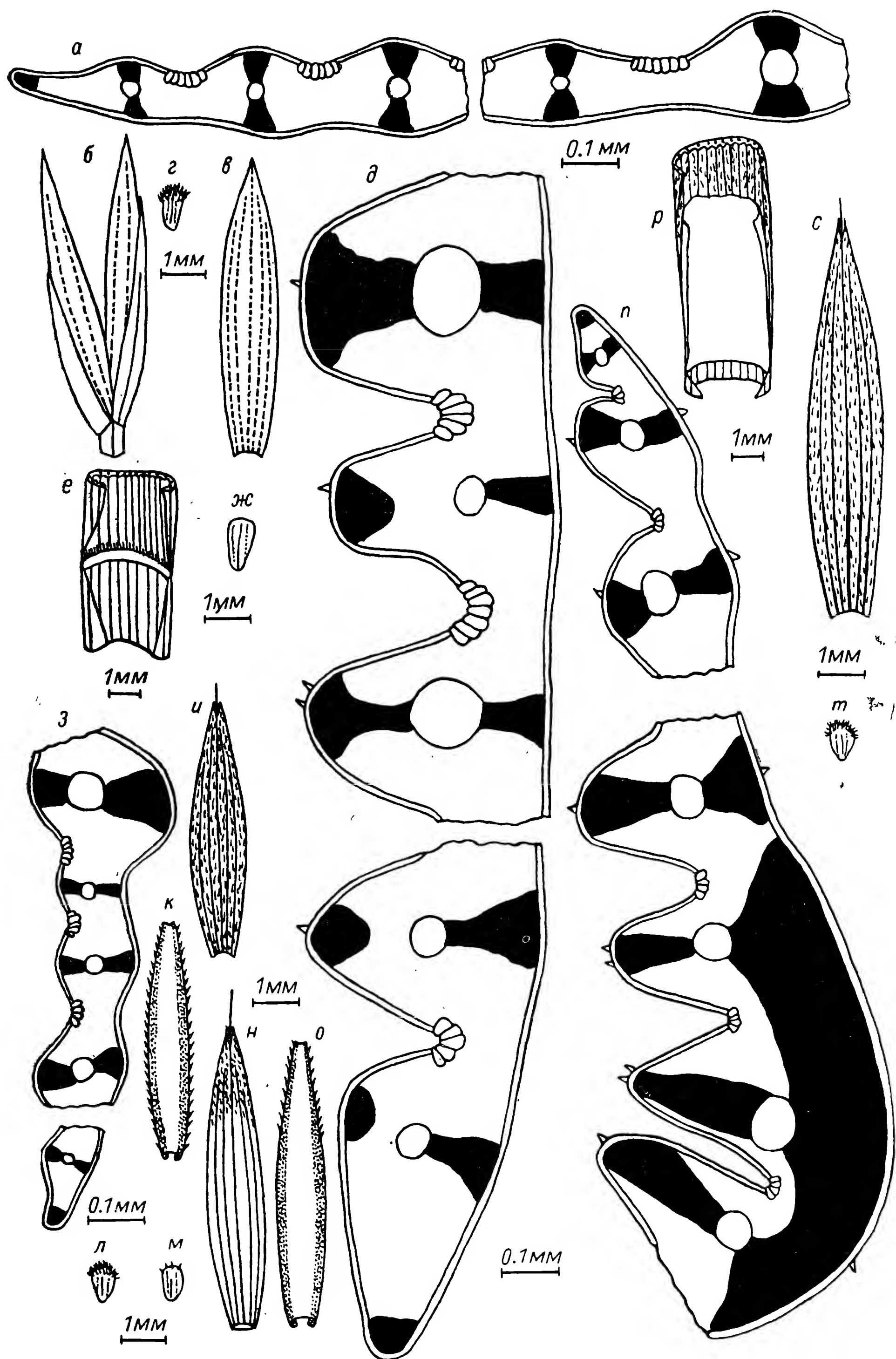


Рис. 1. *Festuca aguana* (*а—г*), *F. jaliscana* (*д—ж*), *F. swallenii* (*з—л*), *F. bidenticulata* (*м—о*), *F. asperella* (*п—т*).

а, *д*, *з*, *п* — схемы пластинок листьев на поперечных срезах; *б* — колосок; *в*, *и*, *н*, *с* — нижние цветковые чешуи; *г*, *ж*, *л*, *м*, *т* — завязи; *е*, *р* — влагалищно-пластиночные сочленения; *к*, *о* — верхние цветковые чешуи.

ciliatae. Laminae foliorum virides, omnes planae vel planiusculae, multinerves, 3—5.5 mm lt., leves vel supra tantum scabriusculae, supra multicostatae, fasciculis sclerenchymaticis cum nervis vulgo conjunctis et marginalibus, cellulis bulliformibus instructae. Culmi leves, usque ad 150 cm alti. Paniculae laxae, usque ad 32 cm lg., axe et ramulis levibus vel sublevibus. Spiculae virides, ovatae, 13.5—14.5 mm lg., 5—6-florae. Lemmata lanceolata, levia, nervis 5 obscuris instructa, 8—8.5 mm lg., apice mucronata. Paleae secus carinas leves. Antherae 3—3.5 mm lg. Ovarium glabrum.

Typus: Mexico, Jalisco, northeastern slopes of the Nevado de Colima, below Canoa de Leoncito, steep cut-over mountainside in fir zone at head of Barranca de la Rosa, elev. 2800 m, local on rocky bluffs, n° 13 409, 10 X 1952, R. McVaugh (US).

Paratypus: ibid., steep mountaiside in alder-zacaton zone, elev. 3100—3300 m, n° 12 891, 13 IX 1952, id. (US).

Affinitas. A specie proxima *F. amplissima* Rupr. vaginis in fibras longitudinales non solutis, laminis foliorum levibus vel sublevibus (nec scabris), supra costatis, axe et ramulis paniculae levibus vel sublevibus (nec scabris), spiculis et lemmatibus longioribus, lemmatibus dorso levibus (nec plus minusve scabris) differt.

Наиболее существенным отличием этого вида от близкого к нему *F. amplissima* и от большинства видов подрода *Drymanthele* являются ребристые сверху пластинки листьев (рис. 1, *д*). Завязь у *F. jaliscana* (рис. 1, *ж*), как и у *F. amplissima*, голая. Эти признаки характерны для видов подрода *Schedonorus* (Beauv.) Peterm. секции *Schedonorus* (Beauv.) Koch, однако отсутствие ушек у влагалищно-пластиночных сочленений *F. jaliscana* (рис. 1, *е*) сразу отличает ее от всех видов этого подрода. Обладая «промежуточными» между подродами *Drymanthele* и *Schedonorus* признаками, *F. jaliscana* является наиболее продвинутым в эволюционном отношении видом по сравнению с другими видами первого подрода.

Sect. Aristulatae E. Alexeev sect. nov. — Innovationes ima basi foliis squamiformibus coriaceis destitutae. Lemmata apice bidenticulata, aristis brevibus inter denticulos egredientibus praedita. Ovarium apice plus minusve hispidulum.

Typus: *F. swallenii* E. Alexeev.

F. swallenii E. Alexeev sp. nov. — *F. amplissima* auct. non Rupr.: Hitchc. 1930, l. c.: 574, quoad hab. «Chiriqui»; Swallen, 1943, Ann. Missouri Bot. Gard. 30, 2 : 116, quoad specim. n° 8226; id. 1955, l. c.: 134, quoad pl. Panam. p. p. — Planta perennis, laxe caespitosa. Innovationes extravaginales, ima basi foliis squamiformibus coriaceis destitutae. Vaginae fissae, leves, in fibras longitudinales non solutae. Ligulae brevissimae (usque ad 0.2—0.3 mm lg.), truncatae. Laminae foliorum virides, omnes planae, multinerves, (3) 5—9 mm lt., subtus leves, supra ecostatae, scabriusculae, fasciculis sclerenchymaticis cum nervis conjunctis et marginalibus, cellulis bulliformibus instructae. Culmi leves, usque ad 150 cm alti. Paniculae laxae, usque ad 25 cm lg., axe et ramulis levibus vel sublevibus. Spiculae virides, ovatae, 9.5—11 mm lg., 4—5-florae. Lemmata lanceolata, dorso tota facie scabra, nervis 5 evidentibus instructa, 5.5—6.2 mm lg., apice bidenticulata, aristis 0.5—1.3 mm lg. inter denticulos egredientibus praedita. Paleae secus carinas usque ad basin trichomatibus usque ad 80—100 mkm lg. tectae. Antherae 2.4—2.7 mm lg. Ovarium apice dense hispidulum. Caryopsis (?) libera, ventre excavata, macula hilari caryopsidi fere aequali.

Typus: Panama, Chiriqui volcano, savanna, 2700 m, n° 8226, 29—30 IX 1911, A. S. Hitchcock (US).

Affinitas. A specie proxima *F. bidenticulata* E. Alexeev (vide infra) lemmatibus brevioribus (5.5—6.2, nec 6.5—7 mm lg.) dorso tota facie (nec apice tantum) scabris, paleis secus carinas usque ad basin (nec usque ad $^{1}/_{3}$) trichomatibus tectis, antheris brevioribus (2.4—2.7, nec 3.5—4 mm lg.), ovario apice dense hispidulo (nec pilis paucis tecto) differt. A

F. amplissima Rupr. vaginis in fibras longitudinales non solutis, laminis foliorum, axe et ramulis paniculae levibus vel sublevibus (nec scabris), lemmatibus bidenticulatis et aristatis (nec mucronatis), antheris brevioribus (2.4—2.7, nec 3—4 mm lg.), ovario apice dense hispidulo (nec glabro) differt.

F. bidenticulata E. Alexeev sp. nov. — Planta perennis, laxe caespitosa. Innovationes extravaginales, ima basi foliis squamiformibus coriaceis destitutae. Vaginae fissae, leves, in fibras longitudinales non solutae. Ligulae brevissimae (usque ad 0.5 mm lg.), truncatae. Laminae foliorum virides, omnes planae vel planiusculae, multinerves, usque ad 5 mm lt., subleves, supra ecostatae, fasciculis sclerenchymaticis cum nervis conjunctis et marginalibus, cellulis bulliformibus instructae. Culmi leves, usque ad 110 cm alti. Paniculae laxae, usque ad 23 cm lg., axe et ramulis sublevibus. Spiculae virides, ovatae, 9.5—11 mm lg., 4—5-florae. Lemmata lanceolata, dorso apice tantum scabra, nervis 5 evidentibus instructa, 6.5—7 mm lg., apice bidenticulata, aristis (0.3) 0.7—1.8 mm lg. inter denticulos egredientibus praedita. Paleae secus carinas usque ad $^{1}/_{3}$ trichomatibus usque ad 60 mkm lg. tectae. Antherae 3.5—4 mm lg. Ovarium apice pilis paucis (1—4) tectum.

Typus: Mexico, Cumbre de Istepeco, n° 02897, IX 1842, Liebmann (US).

Affinitas. Species praecedenti affinis (vide supra *F. swallenii*) est.

Принадлежащие к секции *Aristulatae* виды легко отличаются от других видов подрода *Drymanthele* двузубчатыми на верхушке, остистыми нижними цветковыми чешуями (рис. 1, *и*, *н*), но сходны со многими из них безреберными пластинками листьев (рис. 1, *з*), опушенной завязью (рис. 1, *л*, *м*) и внешне. *F. swallenii* и *F. bidenticulata* отличаются опушением цветковых чешуй (рис. 1, *и*, *к*, *н*, *о*), завязи (рис. 1, *л*, *м*) и длиной пыльников. По совокупности признаков (безреберные пластинки листьев, отсутствие катафиллов, расщепленные влагалища, волосистая завязь, остистые нижние цветковые чешуи) виды секции *Aristulatae* являются, вероятно, наиболее примитивными как по отношению к другим видам подрода *Drymanthele*, так и в пределах рода *Festuca* в целом.

Subgen. Asperifolia E. Alexeev subgen. nov. — Plantae monoicae, robustae, asperrimae. Innovationes (?) semper extravaginales, ima basi foliis squamiformibus coriaceis destitutae. Vaginae fissae. Articulationes vaganali-laminares exauriculatae. Ligulae (?) semper diformes, eae innovationum breves, truncatae, culmeae usque ad 5—6 mm lg. Laminae foliorum planae vel subconvolutae, supra costatae. Glumae coriaceae, lemmatibus breviores. Lemmata coriacea, lanceolata, 5-nervia, ecarinata, apice bidenticulata, aristis brevibus inter denticulos egredientibus praedita. Callus brevis, glaber. Antherae 4—4.5 mm lg. Ovarium apice glabrum vel hispidulum. Caryopsis non vidi.

Typus: *F. lugens* (Fourn.) Hitchc. ex Hernandez (=*F. mirabilis* Piper).

F. asperella E. Alexeev sp. nov. — Innovationes in planta non vidi. Planta perennis, tota (vaginae, laminae foliorum, culmi, axis et ramuli paniculae, glumae et lemmata) asperrima, robusta, usque ad 1 m alta. Vaginae fissae. Ligulae foliorum culmeorum usque ad 5—5.5 mm lg. Laminae foliorum culmeorum virides, planae vel subconvolutae, multinerves, 4—7 mm lt., supra multicostatae, fasciculis sclerenchymaticis cum nervis conjunctis et marginalibus, cellulis bulliformibus minutis instructae. Paniculae laxae, usque ad 25 cm lg. Spiculae violaceo-virides, ovatae, 14—15.5 mm lg., 5—6-florae. Lemmata lanceolata, 5-nervia, 8—9 mm lg., apice bidenticulata, aristis 0.4—0.8 mm lg. inter denticulos egredientibus praedita. Paleae secus carinas usque ad basin trichomatibus usque ad 100 mkm lg. tectae. Antherae 4—4.5 mm lg. Ovarium apice dense hispidulum.

T y p u s: Mexico, depart. St. Mexico, along Hwy 95, south of Mexico City, just south of El Gordo, high mountain meadow area, 9000 ft., n° 2022, 21 VIII 1972, Dziekanowski, Dunn, Bolingbroke (US).

A f f i n i t a s. A specie proxima *F. lugens* (Fourn.) Hitchc. ex Hernandez ovario apice dense hispidulo (nec glabro) differt.

Типовой вид описанного подрода — *F. lugens* — резко отличается от всех известных нам овсяниц отчетливо диморфными язычками: длинными (не менее 5 мм дл.) у стеблевых листьев и очень короткими (до 0.5 мм дл.) у листьев вегетативных побегов. У *F. asperella* мы видели только генеративные побеги, язычки у листьев которых не менее 5 мм дл. (рис. 1, *р*). Цитированный образец этого вида не отличается от *F. lugens* внешне и по многим признакам, например по анатомическому строению пластинок листьев (рис. 1, *п*) и нижним цветковым чешуям (рис. 1, *с*). В то же время принадлежность этого образца не к *F. lugens*, а к другому виду не вызывает сомнений, так как опушение завязи у всех широколистных овсяниц является очень существенным и стойким признаком: у *F. asperella* завязь густоволосистая (рис. 1, *т*), а у *F. lugens* всегда голая. Возможно, в вегетативной сфере между этими видами найдутся и какие-то другие различия.

В системе рода *F. lugens* и *F. asperella* занимают положение между видами секции *Aristulatae* подрода *Drymanthele* и некоторыми американскими видами секции *Festuca*, в частности *F. tolucensis* Kunth. Двузубчатые на верхушке остистые нижние цветковые чешуи (рис. 1, *с*) характерны для всех указанных видов, плоские пластинки листьев (рис. 1, *п*) — для видов секции *Aristulatae* и подрода *Asperifolia*, волосистая завязь (рис. 1, *т*) — для *F. asperella* и видов секции *Aristulatae*, голая завязь для *F. lugens* и *F. tolucensis*, ребристые пластинки листьев, длинные язычки (рис. 1, *р*) — для видов подрода *Asperifolia* и *F. tolucensis*.

Subgen. *Festuca*.

T y p u s: *F. ovina* L.

F. orizabensis E. Alexeev sp. nov. — *F. procera* β *mexicana* Rupr. 1842, Bull. Acad. Sci. Bruxelles, 9, 2 : 236, ? p. min. p., non *F. mexicana* Roem. et Schult., nec Willd. ex Spreng., nec *F. procera* Kunth. — Planta perennis, plus minusve caespitosa, interdum breviter rhizomatosa, innovationibus intravaginalibus et extravaginalibus praedita. Vaginae foliorum innovationum ima basi tantum integrae, ceterae fissae, leves. Ligulae brevissimae (usque ad 0.3—0.5 mm lg.), truncatae, margine brevissime ciliatae. Laminae foliorum virides, omnes convolutae vel culmeorum tantum planae, (9) 11—21-nerves, (1.4) 2—4 mm lt., supra et subtus leves vel subleves, 7—19-costatae, fasciculis sclerenchymaticis cum nervis vulgo conjunctis et marginalibus, infra interdum confluentibus, cellulis bulliformibus instructae. Culmi leves, usque ad 100—150 cm alti. Paniculae laxae, 15—30 cm lg., axe et ramulis scabris. Spiculae virides vel griseo-virides, ovatae, 10—13 mm lg., 5—6-florae. Lemmata lanceolata, dorso apice scabriuscula, 5-nervia, 6—7 (7.8) mm lg., apice inermia, nec bidenticulata. Paleae secus carinas usque ad $^1/_3$—$^1/_2$ trichomatibus usque ad 50 mkm lg. tectae. Antherae 3—3.5 mm lg. Ovarium apice breviter hispidulum. Caryopsis paleis adhaerens, ventre profunde excavata, macula hilari caryopsidi fere aequali.

T y p u s: Orizaba, n° 98, Linden (BR).

P a r a t y p i: Cordillera, Vera-Cruz, Mexico, Pic d'Orizaba, 12 500 ft., n° 5777, VI—X 1840, H. Galeotti (LE, cum *F. tolucensis*); Mexico, Orizaba, 10 000 ft., n° 508=n° 6109, Liebmann (US); Mexico, Popocatepetl, 9800 ft., n° 6262, 22 VIII 1901, J. N. Rose, R. Hay (US); Km. 143 Durando-Mazatlan, 2600 m, pedregal volcanico, ladera colina, pino-encino, suelo migajon arenoso gris con manto organoco continuo, n° 854, 22 XI 1954, E. Hernandez, C. Tapia (US); Mexico, Jalisco, Nevado de Colima, vertiente NE, bosque de Pinus-hartwegii con abundantes gramineas, 3650 m, n° 22 239, 2 V 1966, J. Rzedowski (MHA).

A f f i n i t a s. A speciebus proximis *F. pringlei* St.-Yves, *F. tolucensis* Kunth, *F. rosei* Piper innovationibus mixtis (nec omnibus intravaginalibus), laminis foliorum latioribus multinervibus supra multicostatis levibus vel sublevibus (nec trichomatibus plus minusve densis tectis) differt. A *F. pringlei* et *F. tolucensis* etiam laminis subtus levibus vel sublevibus (nec scabris) differt. A *F. tolucensis* et *F. rosei* etiam ovario apice hispidulo (nec glabro) differt. A *F. rosei* etiam paniculis laxioribus, axe et ramulis paniculae et paleis secus carinas scabris (nec levibus) differt. A *F. tolucensis* etiam ligulis brevioribus (usque ad 0.5, nec magnis 1 mm lg.), lemmatibus apice inermibus (nec bidenticulatis, nec aristatis) differt.

Описанный вид родствен некоторым другим мексиканским видам секции *Festuca* — *F. pringlei*, *F. tolucensis* и *F. rosei*, но легко отличается от них более широкими, многореберными, гладкими или почти гладкими с обеих сторон (а не опушенными или шероховатыми по крайней мере внутри) пластинками листьев (рис. 2, *а*), смешанным возобновлением побегов и нередко наличием коротких корневищ; кроме того, у *F. orizabensis* волосистая (а не голая) завязь (рис. 2, *д*), более раскидистые метелки с шероховатыми (а не гладкими) веточками, опушенные по килям (а не голые) верхние цветковые чешуи (рис. 2, *г*) в отличие от *F. rosei*, более короткие (до 0.5, а не свыше 1 мм дл.) язычки (рис. 2, *б*), безостые, цельные (а не двузубчатые) на верхушке нижние цветковые чешуи (рис. 2, *в*) и волосистая (а не голая) завязь (рис. 2, *д*) в отличие от *F. tolucensis*.

Базировать название описанного вида на приведенной в синонимах *F. procera* β *mexicana* кажется нам нецелесообразным: цитированный выше изотип этого таксона (Galeotti, n° 5777 — LE) состоит из смонтированных на одном листе фрагментов *F. orizabensis* и *F. tolucensis*, а тип его, хранящийся в Брюсселе (BR), мы не видели.

F. guatemalica E. Alexeev sp. nov. — *F. willdenowiana* auct. non Schult. et Schult. fil.: Hitchc. 1913, Contr. US Nat. Herb. 17, 3 : 380, quoad specim. n° 6012; Swallen, 1955, l. c.: 139. — Planta perennis, plus minusve dense caespitosa, non rhizomatosa, innovationibus extravaginalibus praedita. Vaginae foliorum innovationum a basi usque ad $^1/_4$—$^1/_3$ integrae, ceterae fissae, leves vel scabriusculae. Ligulae brevissimae (0.1—0.2 mm lg.), truncatae. Laminae foliorum innovationum virides, complicatae, sectione transversa plus minusve angulares, 7-nerves, 0.6—0.7 mm in diam., extus leves, intus costis (3) 5, trichomatibus sparsissimis 20—40 mkm lg., fasciculis sclerenchymaticis cum nervis plus minusve conjunctis et marginalibus instructae, cellulis bulliformibus destitutae. Laminae foliorum culmeorum planiusculae vel subconvolutae, 9—11-nerves, 1.5—3 mm lt., subtus leves, supra 7—9-costatae, trichomatibus sparsissimis usque ad 40 mkm lg., fasciculis sclerenchymaticis cum nervis conjunctis et marginalibus, cellulis bulliformibus instructae. Culmi leves, usque ad 50—70 cm alti. Paniculae laxiusculae, 8—20 cm lg., axe et ramulis sublevibus. Spiculae virides, ovatae, 10.5—11.5 mm lg., 5—6-florae. Lemmata lanceolata, levia vel dorso apice tantum scabriuscula, 5-nervia, 6.3—7.5 mm lg., apice inermia, in mucronem usque ad 1 mm lg. producta, nec bidenticulata. Paleae secus carinas usque ad $^1/_2$ trichomatibus usque ad 20—30 mkm lg. tectae. Antherae 1.7—2.3 mm lg. Ovarium apice pilis paucis (2—7) tectum, rarius glabrum.

T y p u s: Guatemala, depart. Huehuetenango, between Tojquia and Caxin bluff, summit of Sierra de los Cuchumatanes, 3700 m, n° 50 136, 6 VIII 1942, J. A. Steyermark (US, cum isotypo).

P a r a t y p i: Mexico, Popocatepetl, open places in wood, n° 6012, 5—6 VIII 1910, A. S. Hitchcock (US); Guatemala, Cuchumatanes, Paquix entre rocas calcareas, 3020 m, n° 129, IX 1954, M. de Koninck (US); Guatemala, depart. Huehuetenango, Sierra de los Cuchumatanes, between Tojah and San Ixcoy at km 323 on Ruta Nacional 9N, on open roadside, in gravelly soil, 3200 m, n° 3954, 1 VIII 1960, J. H. Beaman (US).

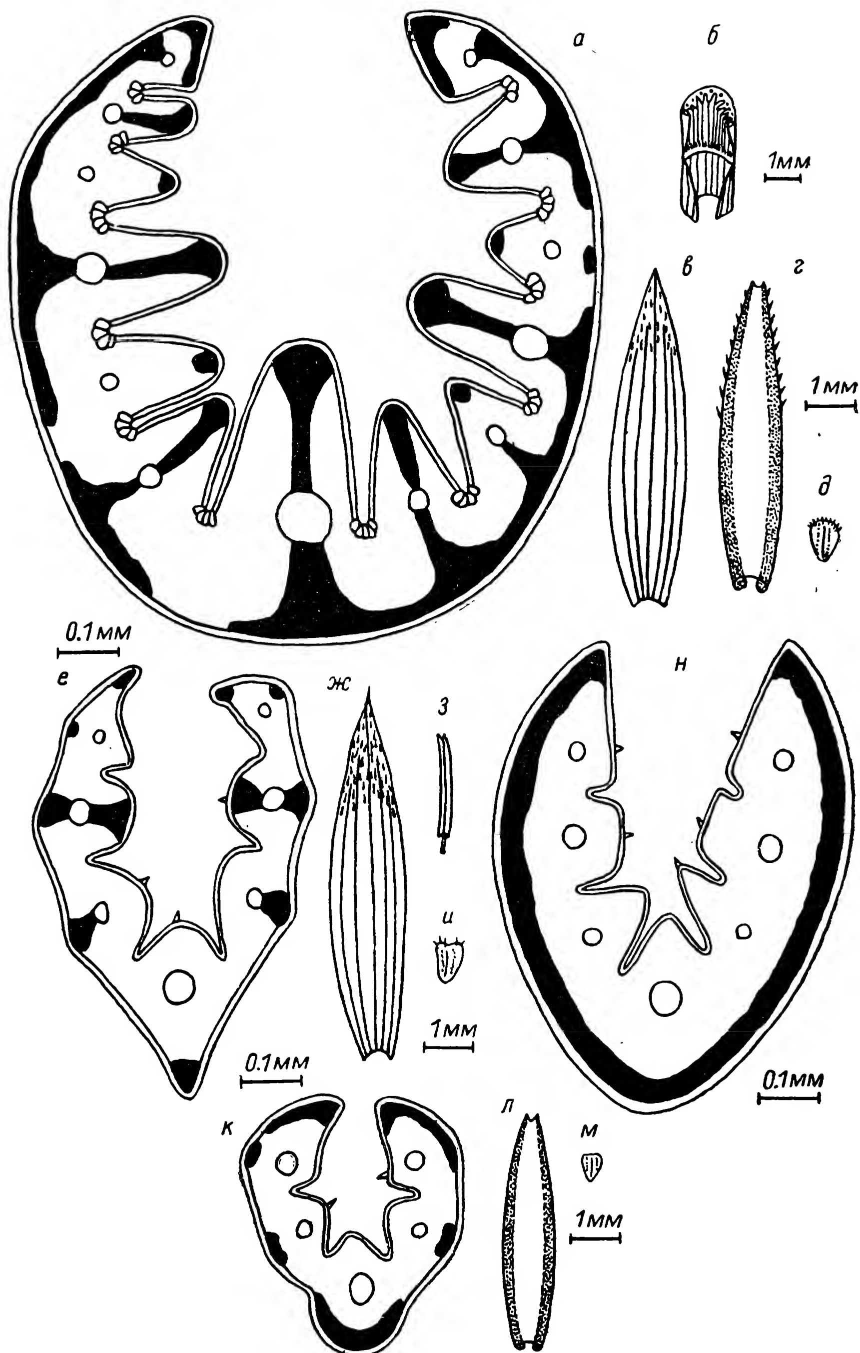


Рис. 2. *Festuca orizabensis* (*а—д*), *F. guatemalica* (*е—и*), *F. rzedowskiana* (*к—м*), *F. beamanii* (*н*).

а, е, к, н — схемы пластинок листьев на поперечных срезах; *б* — влагалищно-пластиночное сочленение; *в, ж* — нижние цветковые чешуи; *г, л* — верхние цветковые чешуи; *д, и, м* — завязи; *з* — тычинка.

Affinitas. A specie proxima *F. willdenowiana* Schult. et Schult. fil. antheris longioribus (1.7—2.3, nec 0.8—1.2 mm lg.), lemmatibus apice tantum scabris vulgo mucronatis (nec aristatis) differt. A *F. rubra* L. s. str. ovario apice vulgo plus minusve hispidulo (nec glabro), lemmatibus vulgo mucronatis (nec aristatis), paleis secus carinas usque ad $^1/_3$ (nec usque

ad basin) trichomatibus tectis, axe et ramulis paniculae sublevibus (nec scabris), vaginis gradu minore integris differt.

Относящиеся к этому виду образцы сходны с мексиканским видом *F. willdenowiana* внешне, анатомическим строением пластинок листьев (рис. 2, *е*), вневлагалищным возобновлением побегов, относительно плотными дерновинами, завязью обычно с немногими волосками (рис. 2, *и*) и другими признаками. Однако у *F. guatemalica* в отличие от *F. willdenowiana* нижние цветковые чешуи на верхушке обычно не остистые, а заостренные (рис. 2, *ж*) и (что особенно существенно) более крупные пыльники (рис. 2, *з*).

F. rzedowskiana E. Alexeev sp. nov. — Planta perennis, dense caespitosa, innovationibus intravaginalibus praedita. Vaginae foliorum innovationum a basi usque ad $^1/_3$ integrae, ceterae fissae, leves, in fibras longitudinales plus minusve solutae. Ligulae brevissimae (usque ad 0.1 mm lg.), truncatae. Laminae foliorum virides, omnes complicatae, sectione transversa plus minusve angulares, 5-nerves, 0.35—0.45 mm in diam., extus levissimae, intus costis 3, trichomatibus sparsissimis usque ad 20—40 mkm lg., fasciculis sclerenchymaticis 5—7 instructae, cellulis bulliformibus destitutae. Culmi leves, usque ad 50 cm alti. Paniculae laxiusculae, 6—10 cm lg., axe et ramulis levibus. Spiculae violaceo-virides, ovatae, 8.5—10 mm lg., 5—7-florae. Lemmata lanceolata, levia, 5-nervia, 5—5.5 mm lg., apice inermia, nec bidenticulata. Paleae secus carinas glabrae. Antherae 3—3.5 mm lg. Ovarium glabrum.

Typus: Mexico, Alrededores de la presa Iturbide, municipio de Iturbide (Santiago Tlazala), ladera andesitica con vegetacion de bosque de *Pinus hartwegii*, 3000 m, n° 25 957, 18 VII 1967, J. Rzedowski (MHA).

Affinitas. A specie proxima *F. hephaestophila* Nees ex Steud. vaginis in fibras longitudinales plus minusve solutis, a basi usque ad $^1/_3$ (nec ad os) integris, laminis foliorum extus levissimis (nec vulgo scabris vel scabriusculis), intus fere glabris (nec trichomatibus plus minusve densis tectis), paleis secus carinas glabris (nec usque ad $^1/_3$ trichomatibus tectis), ovario apice glabro (nec vulgo pilis paucis tecto) differt.

Этот вид несомненно очень близок к распространенной в высокогорьях Мексики и Гватемалы *F. hephaestophila* как габитуально, так и по общему плану анатомического строения пластинок листьев (рис. 2, *к*) и другим признакам. Несмотря на это, такие отличия цитированного образца от *F. hephaestophila*, как почти гладкие (а не шероховатые или опушенные) с обеих сторон пластинки листьев, гладкие веточки метелки, голые верхние цветковые чешуи (рис. 2, *л*) и завязь (рис. 2, *м*), должны быть постоянными и стойкими, как и различия по этим признакам между многими другими видами секции *Festuca*.

F. beamanii E. Alexeev sp. nov. — Planta perennis, dense caespitosa, innovationibus intravaginalibus praedita. Vaginae foliorum innovationum a basi usque ad $^1/_3$ integrae, ceterae fissae, leves. Ligulae 0.5—1 mm lg., margine breviter ciliatae. Laminae foliorum virides, omnes complicatae, sectione transversa ovales, 7-nerves, 0.7—0.8 mm in diam., extus leves, intus costis 5, trichomatibus sparsissimis usque ad 20 mkm lg., sclerenchymate continuo medio et marginibus non incrassato instructae, cellutis bulliformibus destitutae. Culmi leves, usque ad 45 cm alti. Paniculae laxiusculae, 8—9 cm lg., axe et ramulis scabris. Spiculae violaceo-virides, ovatae, 7—8 mm lg., 3—4-florae. Lemmata lanceolata, apice ad $^1/_2$—$^2/_3$ scabra, 5-nervia. 5—5.2 mm lg., apice non bidenticulata, aristis 2—2.2 mm lg. Paleae secus carinas usque ad $^1/_3$ trichomatibus usque ad 60 mkm lg. tectae. Antherae 3—3.2 mm lg. Ovarium glabrum.

Typus: Guatemala, depart. Huehuetenango, Sierra de los Cuchumatanes, near lake at east end of Llano de Tierra Blanca, ca. 2.5 miles west of Llano de San Miguel, ca. 3500 m, in wet meadow near lake shore, frequent in local area, n° 3970, 2 VIII 1960, J. H. Beaman (US).

Affinitas. A speciebus omnibus Americae Centralis anatomia

laminarum foliorum differt. A *F. hephaestophila* Nees ex Steud. etiam vaginis gradu minore integris, ligulis longioribus, laminis foliorum levibus (nec vulgo scabris vel scabriusculis), ovario apice glabro (nec vulgo pilis paucis tecto) differt.

Очень своеобразный узколистный вид, пластинки листьев которого по анатомическому строению (рис. 2, *н*) легко отличаются от пластинок листьев других центральноамериканских и мексиканских видов.

ЛИТЕРАТУРА

Hitchcock A. S. (1913). Mexican grasses in the United States National Herbarium. Contr. US Nat. Herb., 17, 3. — Hitchcock A. S. (1930). The grasses of Central America. Contr. US Nat. Herb., 24, 9. — Piper C. V. (1906). North American species of *Festuca*. Contr. US Nat. Herb., 10, 1.— Saint-Yves A. (1925). Contribution á l'étude des *Festuca* (subgen. *Eu—Festuca*) de l'Amérique du Nord et du Mexique. Candollea, 2. — Swallen J. R. (1943). *Gramineae*. In: R. E. Woodson, R. W. Schery. Flora of Panama, 2, 1. Ann. Missouri Bot. Gard., 30, 2. — Swallen J. R. (1955). Flora of Guatemala, 2. Grasses of Guatemala. Publ. Field Columb. Mus., bot. ser., 24, 2.

Московский государственный университет.
Получено 3 XII 1980.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

019.941 : 002.01 : 582.734 (5—011) (235.243)

Э. Ц. Габриэлян. Рябины (*Sorbus* L.) Западной Азии и Гималаев. — Ереван: Изд. АН АрмССР, 1978, 264 с., 62 табл., Т. 1000. Ц. 3 р. 30 к.

V. N. TIKHOMIROV. E. TZ. *GABRIELIAN*. THE GENUS *SORBUS* L. IN WESTERN ASIA AND THE HIMALAYAS. 1978

В последние годы мировая ботаническая литература обогатилась рядом выдающихся произведений монографического характера, принадлежащих перу советских ученых. Это работа А. К. Скворцова «Ивы СССР» (1968), монография Н. Н. Цвелева «Злаки СССР» (1976), критическая ревизия рода *Veronica*, выполненная А. Г. Еленевским (1978), труд С. Ю. Липшица «Род *Saussurea* DC.» (1979) и некоторые другие. Каждая из этих работ имеет поистине мировое значение и вносит большой вклад в познание крупных и сложных в систематическом отношении таксонов, несмотря на то что заглавия их иной раз и имеют подчеркнуто региональный оттенок.

К числу подобного рода монографий, составляющих гордость нашей науки, с полным правом и основанием нужно отнести рецензируемую книгу Э. Ц. Габриэлян, посвященную роду *Sorbus* L.

Эта работа построена по доброму традиционному классическому плану. Собственно таксономическому разделу, наибольшему по объему, предшествует обстоятельный и имеющий безусловно самостоятельную ценность анализ таксономической значимости морфолого-анатомических признаков, а завершает монографию теоретическая глава «Фитогеографический анализ рябин Западной Азии и Гималаев в связи с эволюцией рода».

Объективные трудности систематики рябин заставили автора обратиться к поиску нетрадиционных таксономических критериев и уделить особое внимание анатомическим признакам. Подробному сравнительному исследованию подверглись анатомия древесины, нодальная анатомия, структура черешка, пыльца, перикарпий, семенная оболочка. Тщательно изучена эволюция гинецея. Привлечены данные о строении проростков. Принципиально важно, что полученная разнообразная фактическая информация не только используется для понимания филогенеза рода, уточнения относительного уровня организации таксонов и связей между ними, но непосредственно включается в диагнозы секций и видов и в синоптические таблицы для их определения, т. е. находит прямое применение в таксономии.

Такое решительное расширение ассортимента реально используемых признаков составляет одну из важнейших особенностей работы и должно расцениваться как большое достижение автора. Работа Э. Ц. Габриэлян создала важный методический прецедент и несомненно будет способствовать общему повышению уровня таксономических публикаций, по крайней мере в нашей стране.

Важно подчеркнуть, что все результаты морфологических исследований превосходно документированы многочисленными рисунками, фотографиями, а в необходимых случаях — ссылками на исследованные образцы, поэтому достоверность полученных данных сомнений не вызывает, хотя иной раз выводы автора достаточно неожиданны. Например, анализ эволюции

гинецея у рябин заставляет в известном смысле по-новому взглянуть на происхождение яблока как типа плода; не менее неожиданна апокарпия, обнаруженная у *Sorbus tianschanica* Rupr., и т. д.

Систематическая часть работы оставляет в высшей степени благоприятное впечатление. Детально разработана система рода, описано много новых таксонов, ранг других обоснованно изменен. Всем видам, подсекциям, секциям даны обстоятельные и очень выразительные морфологические характеристики. Тщательно выверена синонимика, точно указаны типовые образцы, перечислены изученные экземпляры, ко многим видам даны содержательные дополнительные комментарии. Вполне убедительно показаны целесообразность включения *Micromeles* в состав рода *Sorbus* и одновременно необходимость рассмотрения *Aronia* Medik. в качестве самостоятельного рода.

Очень отрадно, что автор не попал в плен некоторых модных концепций и отказался от использования категории подвида. Думаю, что в ряде случаев это было нелегко, и многие современные систематики поддались бы на месте Э. Ц. Габриэлян соблазну «разрешить» некоторые сложные ситуации выделением подвидов. К сожалению, часто забывают о том, что для решения вопроса о ранге внутривидовых таксонов, в особенности подвидов, необходимо глубокое биологическое обоснование и, строго говоря, при этом нельзя обойтись без генетического исследования. В противном случае формальное описание подвидов отнюдь не проясняет таксономической ситуации, а только запутывает ее и вносит сложности в номенклатуру, а само понятие подвида теряет свою определенность и биологический смысл. Вместе с тем использование Габриэлян категории разновидности вполне корректно и оправдано. В большинстве случаев ясно, что описанные ею формы действительно отвечают понятию разновидности, в других случаях, может быть, требуются дополнительные наблюдения (например, в случае с *Sorbus ursina* (Wenzig) Hendl.), но автор, выделяя разновидности, обращает на них внимание последующих исследователей и, как мне кажется, не предрекает незыблемости таксономического ранга этих уклоняющихся от типа форм.

Раздел украшают и дополняют довольно хорошо воспроизведенные фотографии многочисленных типовых образцов, но портят карты, многие из которых отпечатаны неудачно: на фоне тяжелых, толстых линий, обозначающих реки, берега морей и озер, теряются мелкие значки местонахождений рябин, особенно когда это не просто округлые точки, а более сложные для полиграфического воспроизведения знаки. Вообще, к слову сказать, полиграфическое оформление книги оставляет желать лучшего, хотя очень сложная проблема подбора соответствующих шрифтов решена успешно.

Заключительная глава содержит три раздела, названия которых точно передают суть обсуждаемых в них проблем: «Анализ ареалов и экологические данные в связи с эволюцией отдельных таксонов рода», «Гибридизация и изменчивость у рябин» (с точки зрения систематика, едва ли не важнейший и очень глубокий по содержанию раздел книги!), «О центрах эндемизма и миграционных путях в роде *Sorbus* L.». Можно, пожалуй, пожалеть только об излишней краткости этой главы: автор несомненно оставил многие интересные вопросы за рамками изложенного, но возражать против сказанного им трудно. Основные выводы — об относительной древности и примитивности рода *Sorbus*, о времени его возникновения, о первичном и вторичных центрах видообразования — убедительно обоснованы.

Нужно решительно приветствовать пространное резюме на английском языке — очень содержательное и дающее ясное представление о сути работы. Можно только пожелать, чтобы и в этом отношении публикуемые у нас книги почаще следовали хорошему примеру — иначе слишком многое из сделанного советскими ботаниками остается недоступным или не вполне доступным нашим зарубежным коллегам.

Конечно, не может не вызвать недоумения грубая ошибка в заглавии

английского резюме, где вместо слова «western» — западный — стоит «eastern», но это уж надо отнести, видимо, к разряду курьезов.

В целом превосходная работа Габриэлян заслуживает самой высокой оценки. Она важна и для систематиков, и для флористов. Из нее почерпнут для себя много ценного морфологи; специалистам в области охраны природы она дает прямые руководства к действию, а дендрологи безусловно должны считать ее эталоном, к уровню которого надо стремиться. . . Одним словом, мы получили превосходную сводку, отвечающую самым строгим требованиям сегодняшней науки.

В. Н. Тихомиров.

Московский государственный университет. Получено 15 X 1980.

УДК 019.941 : 002.01 : 582.734 (5—011) (235.243)

Э. Ц. Габриэлян. Рябины (*Sorbus* L.) Западной Азии и Гималаев. — Ереван: Изд. АН АрмССР, 1978, 264 с. 62 табл. Т. 1000. Ц. 3 р. 30 к.

Z. T. ARTJUSHENKO, T. V. EGOROVA. — *E. TZ. GABRIELIAN*. THE GENUS *SORBUS* L. IN WESTERN ASIA AND THE HIMALAYAS. 1978

В последнее время систематика покрытосемянных обогатилась четырьмя крупными монографиями советских ботаников — Н. Н. Цвелева (1976), А. Г. Еленевского (1978), С. Ю. Липшица (1979) и автора рецензируемой работы Э. Ц. Габриэлян — хорошо известного в нашей стране и за рубежом знатока рода *Sorbus* L. Книга Габриэлян «Рябины Западной Азии и Гималаев» — это результат глубокого и всестороннего исследования, в ней обобщены итоги 20-летнего изучения морфологии, таксономии, географии и эволюции большого и весьма сложного в таксономическом отношении рода *Sorbus*, систематика которого сильно осложнена явлениями интрогрессивной гибридизации и апомиксиса, а также эволюционной гетеробатмией признаков.

Работа Габриэлян выполнена на основе классического морфолого-географического метода с применением данных по анатомии древесины, узлов и черешков, плодов и семенной кожуры и палинологии. В монографии приводится детальная характеристика морфологических и морфолого-анатомических признаков вегетативных и репродуктивных органов рябин с анализом их таксономического и эволюционного значения. Автор выявил целый ряд новых константных признаков, что позволило существенно изменить представления о структуре рода в целом и объеме его видов и надвидовых категорий.

Очень выразительными являются результаты исследования морфологии гинецея 55 видов рябин. У представителей рода *Sorbus* обнаружены редко встречающееся в других родах разнообразие типов гинецея от двух-трех-четырех- до пятимерного, а также различная степень срастания плодолистиков между собой и с цветочной трубкой и связанные с этим апокарпия и синкарпия гинецея. Итогом изучения гинецея явилось установление направлений эволюции этого органа в роде *Sorbus*. Не менее интересными сказались данные морфолого-анатомического строения плодов и семенной оболочки многих видов рябин, давшие автору новые важные критерии для суждения о родственных связях таксонов и их эволюционном уровне.

Габриэлян предприняла детальное палинологическое исследование 40 видов рода *Sorbus*, которое выявило настолько большое разнообразие в морфологии пыльцевых зерен, считавшихся прежде весьма сходными, что позволило автору впервые выделить среди них 18 подтипов. Анализ

пыльцевых зерен дал возможность доказать происхождение некоторых видов, например *S. turkestanica*, путем интрогрессивной гибридизации. Обсуждению вопросов гибридизации и изменчивости у рябин посвящена одна из глав работы.

Центральной частью монографии Габриэлян является систематический обзор видов рода *Sorbus* Западной Азии и Гималаев. На основе критического пересмотра прежних систем с привлечением многих оригинальных данных автор разработал новую, значительно более дифференцированную систему азиатских видов рода *Sorbus*, являющуюся по существу почти полной системой рода, поскольку ею охвачено 88 видов (в роде их немногим более 100). Автор убедительно доказывает таксономическую целостность рода *Sorbus* вопреки мнению M. Kovanda (1961a, b, 1965), считающего возможным разделять его на 5 родов. В качестве отдельной секции в род *Sorbus* Габриэлян включила восточноазиатский род *Micromeles* Decne. Североамериканский род *Aronia* Medik., относимый рядом исследователей к роду *Sorbus*, автор рассматривает в качестве самостоятельного рода.

Предложенная Габриэлян система рябин включает 7 секций, 22 подсекции и 88 видов, из которых 51 вид встречается на территории Западной Азии и Гималаев. Одна секция — *Lobatae* Gabr. — и 9 подсекций установлены в работе впервые. Остальные подсекции — это возведенные автором в ранг подсекций ряды, описанные известным специалистом по семейству розоцветных T. Yü. Эти ряды, по мнению Габриэлян, состоят не из мелких, близкородственных, географически замещающих друг друга рас, а из хороших полноценных видов, и поэтому их следует рассматривать в ранге подсекций. Заметим, что, как правило, ряды в трактовке зарубежных ботаников (а иногда и отечественных) это не морфолого-генетические группы в смысле В. Л. Комарова; по своему содержанию они соответствуют секциям и подсекциям. В рецензируемой работе нет рядов, нет и подвидов. Поэтому не ясно, какую из концепций вида разделяет автор — моно- или политипическую. Интересно, что у весьма полиморфных видов рода *Sorbus* не наблюдается дифференциации на подвиды. Лишь у очень немногих видов выделены разновидности. Все таксоны рода типифицированы. Автор изучила и процитировала типовые образцы почти всех приведенных его видов и разновидностей, что придает результатам исследования высокую степень достоверности в трактовке видов. С большим удовлетворением хочется отметить то обстоятельство, что в работе наряду с ключами имеются исчерпывающие, выдержанные в одном плане описания видов, очень хорошо воспринимаемые благодаря тому, что отдельные органы растений и их части выделены курсивом. Описания видов являются важной частью таксономических исследований и крупных флористических сводок. Особую ценность представляют описания, составленные монографами. К сожалению, в последнее время в наших работах установилась традиция приводить вместо описаний так называемые расширенные ключи, которые однако ни в коей мере не могут их заменить. По ключу можно в лучшем случае определить вид. Получить же необходимую во многих случаях информацию о каком-либо признаке растения либо вообще невозможно, либо для этого приходится разыскивать нужный признак по всему ключу.

При каждом приведенном в монографии виде цитируется первоисточник, базионим, синонимические названия. Другие литературные источники не указываются, хотя при перечислении наиболее важных из них работа приобрела бы бóльшую информативность при незначительном увеличении объема.

В слишком общем виде, без какой-либо конкретизации дан в этом разделе работы ареал рода *Sorbus*. Его полная характеристика имеется в другой главе в связи с обсуждением вопросов географического распространения таксонов и их эволюции. Но ведь читатель для получения нужной ему справки обратится в первую очередь к специальной, систематической, части работы.

Распространение видов дано по странам и крупным горным системам. Такая форма характеристики ареала вида представляется нам вполне целесообразной, поскольку территория, охватываемая исследованием, преимущественно горная. Географические районы перечисляются в строго определенном порядке и дают четкое и полное представление об ареале видов. Но в отдельных случаях при указании распространения имеются некоторые погрешности. Так, едва ли необходимо тремя наименованиями указывать произрастание вида в Турции: Турция, Малая Азия, Анатолия.

Совершенно излишне выделять исторические области, как, например, Хорасан (с. 135) и Маньчжурию (с. 186), если при распространении видов указываются включающие эти области страны — соответственно Иран и Китай. Вообще вместо исторических названий (например, Бенгалия, с. 193) следует употреблять современные. По-видимому, только недосмотром автора можно объяснить такое сочетание, как «Европа, Крым, Кавказ» (с. 104).

Большую ценность представляет перечень изученных экземпляров с указанием места их хранения, хотя для таких широко распространенных видов, как, например, *S. aucuparia*, перечисление образцов нам кажется излишним. При многих видах имеются содержательные комментарии, касающиеся номенклатуры, изменчивости, родственных связей, систематического положения и других аспектов.

На основании изучения обширных коллекций рода *Sorbus* из отечественных и многих зарубежных гербариев, личных сборов и наблюдений в природе Габриэлян внесла существенные коррективы в трактовку объема большого числа видов, в особенности кавказских. Целый ряд видов отнесен ею в синонимы к другим видам, представляющим собой полиморфные комплексы, не обладающие видовой самостоятельностью популяций. Несколько видов описано автором впервые.

Результаты ревизии азиатских рябин привели Габриэлян к выводу об ошибочности прежних представлений о высоком эндемизме рода на Кавказе и в Гималаях. Так, например, из 15 эндемичных для Кавказа видов только два — *S. colchica* и *S. caucasica* — являются настоящими эндемиками. Остальные «эндемики» либо оказались синонимами других видов, либо были обнаружены на других территориях.

Большой интерес представляет фитогеографический анализ рябин Западной Азии и Гималаев, позволивший автору при сопоставлении с данными, полученными при применении других методов исследования, сделать ряд важных заключений в отношении эволюции рода в целом и составляющих его таксонов. В работе подробно обсуждаются филогенетические связи между секциями, подсекциями и видами. Хорошо обоснованы выводы о том, что род *Sorbus* является одним из самых древних и примитивных в подсемействе *Maloideae* и что центром его происхождения и первоначального развития следует считать Восточноазиатскую флористическую область.

Интересно отметить, что данные анализа ареалов гималайских рябин имеют большое значение для решения некоторых общих ботанико-географических вопросов. В частности, они служат серьезным дополнительным аргументом в пользу положения W. Stearn (1960) о том, что граница между Восточно- и Западно-Гималайскими ботаническими провинциями проходит по Центральному Непалу.

Работу завершают развернутое, занимающее 8 страниц резюме на английском языке, что делает этот труд более доступным для иностранного читателя (к сожалению, в английский перевод названия работы вкралась досадная опечатка: eastern Asia вместо western Asia), а также указатели русских и латинских названий таксонов.

Обширная библиография, помимо специальных литературных источников по роду *Sorbus*, включает большое число новых работ теоретического характера, представляющих большой интерес для широкого круга ботаников. Монография иллюстрирована рисунками, картами с точечным

изображением ареалов видов и 62 таблицами микрофотографий и фотографий типовых образцов.

Работа Габриэлян по богатству оригинального фактического материала, глубине его проработки и важным теоретическим выводам частного и общего характера является серьезным вкладом не только в познание рода *Sorbus*, но и всего семейства розоцветных в целом.

Исследование Габриэлян, помимо научного, имеет большое методическое значение, так как оно может служить прекрасным образцом при написании современной монографии.

Опубликование данного труда имеет большое значение для развития систематики цветковых растений.

ЛИТЕРАТУРА

Е л е н е в с к и й А. Г. (1978). Систематика и география вероник СССР и прилежащих стран. М., Наука. — Л и п ш и ц С. Ю. (1979). Род *Saussurea* DC. Л., Наука. — Ц в е л е в Н. Н. (1976). Злаки СССР. Л., Наука. — K o v a n d a M. (1961a). Flower and fruit morphology of *Sorbus* in relation to the taxonomy of the genus. Preslia, 33, 1. — K o v a n d a M. (1961b). Taxonomical studies in *Sorbus* subg. *Aria*. Dendr. Českosl., 3. — K o v a n d a M. (1965). On the generic concepts in the *Maloideae*. Preslia, 37, 1. — S t e a r n W. T. (1960). *Allium* and *Milula* in the Central and Eastern Himalayas. Bul. Brit. Mus. Nat. Hist., Bot., 2.

З. Т. Артюшенко, Т. В. Егорова.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 12 III 1981.

УДК 019.941 : 002.01 : 581.55 (252.62) (470.1).

Биогеоценологические исследования на сеяных лугах в восточноевропейской тундре. — Л.: Наука, 1979, 192 с. Ц. 1 р. 80 к. Т. 700.

E. P. M A T V E Y E V A. (A REVIEW). BIOGEOCOENOLOGICAL STUDIES IN THE CULTIVATED MEADOWS OF THE EAST-EUROPAEAN TUNDRA. 1979.

В настоящее время состояние тундровых экосистем в связи с интенсивным промышленным освоением Крайнего Севера вызывает беспокойство натуралистов. Растительный покров и верхние горизонты маломощных тундровых почв очень ранимы, и после нарушения их бульдозерами, тракторами, вездеходами они не восстанавливаются многие годы, начинается необратимая эрозия. Один из путей восстановления растительного покрова — создание луговых сеяных травостоев.

Трудно переоценить вклад ученых Коми филиала АН СССР в разработку вопросов создания сеяных лугов в тундре. Начало этому направлению исследований было положено И. С. Хантимером, опубликовавшим монографию «Сельскохозяйственное освоение тундры» (1974). В 1978 г. вышла в свет небольшая коллективная работа «Сеяные луга в тундре», в которой отражены итоги двадцатилетних исследований на сеяных лугах в районе г. Воркуты. В 1979 г. появилась рецензируемая монография, обстоятельно освещающая многообразие сторон процесса формирования долголетних сеяных луговых травостоев на месте мохово-ерниковой тундры и сопряженного изменения морфологии, химизма, биологии почв и альгофлоры.

Ценность проведенных исследований определяется не только решением ряда вопросов при создании высокопродуктивных сеяных лугов, обеспечивающих животноводство хорошими грубыми кормами, но и возможностью сравнительно быстрого закрепления разрушенных участков тундры.

Монография состоит из Введения, четырех крупных разделов с подразделами, Заключения и Списка литературы. В работе приведены 7 иллюстраций и 55 таблиц. В Списке литературы имеется 212 наименований,

в том числе 3 публикации на английском языке. Порядковых номеров разделы не имеют.

Во Введении (с. 3—5) сказано, что территория Крайнего Севера занимает 25% общей площади СССР. Рост промышленности и населения на ней диктует необходимость развития сельского хозяйства, и в частности создание поголовья крупного рогатого скота, а следовательно, и кормовой базы животноводства. Приемы ее создания в более южных районах для Заполярья не пригодны. Опыты с сеяными лугами в тундре были начаты Институтом биологии Коми филиала АН СССР в Воркутинском промышленном районе еще в 1958 г. (Хантимер, 1974). Многолетние исследования показали, что устойчивыми в условиях Заполярья оказались лишь дикорастущие мятлик луговой *Poa pratensis* и лисохвост луговой *Alopecurus pratensis*, ими и начали залужение материковой тундры. К настоящему времени самые первые посевы достигли 20-летнего возраста. На основе этих исследований появилась возможность начать более глубокое комплексное изучение, итоги первого этапа которого и представлены в рецензируемой монографии. В ней отражены совместные работы флористов, геоботаников, альгологов, почвоведов, агрохимиков, физиологов растений.

Раздел «Природные условия района стационарных исследований» (с. 6—19) написан И. Б. Арчеговой, А. В. Кононенко, Н. С. Котелиной. Стационар расположен на юге европейской части тундровой зоны, на пологохолмистой равнине с высотами от 150 до 240 м над ур. м. Холмисто-грядовые повышения нередко чередуются с заболоченными понижениями. По Алисову (1947), климат отнесен к Атлантико-Арктической области. Средняя годовая температура воздуха в районе Воркуты —6.3°. Холодный период длится с октября по май, длина вегетационного периода составляет 120—130 дней. Средняя продолжительность безморозного периода — 52 дня. За год выпадает 550 мм осадков, из них 283 мм, или 51%, — в теплое время года (июнь—сентябрь). Выпадение осадков превышает испаряемость. В течение 7—8 месяцев территория покрыта снегом, его мощность колеблется по годам и в зависимости от элементов рельефа от 10 см до 1.5 м. Район находится в зоне сплошного распространения вечной мерзлоты. Годы исследований авторов было разными по метеорологическим показателям.

В растительном покрове преобладают ерниковые тундры (60—65% площади), а также довольно много ивняковых тундр (18% площади). Очень редко на крутых склонах водоразделов и коренных берегов рек встречаются злаково-бобово-разнотравные луга. В почвенном покрове господствуют торфянисто(торфяно-)-поверхностно-глеевые почвы.

В районе Воркуты под луговодство может быть использовано до 70—80% площади тундры (Хантимер, 1974). Для освоения под залужение можно использовать ерниковые тундры, весьма перспективны и ивняковые тундры (разнотравные, крупноразнотравные и отчасти дернистоосоковые).

Далее в разделе приводятся строение и особенности тундровых почв до и после их освоения под луговые травы на опытных участках ерниково-моховой тундры. Дана характеристика пяти опытных участков, заложенных в 1955—1960 гг. на разных фонах агротехники, и шестого, освоенного в 1973—1974 гг.

Под влиянием залужения и интенсивного применения удобрений тундровые почвы приобрели черты окультурненных дерновых. Так, на старых 15-летних посевах трав с применением удобрений в почве в пределах поверхностно-глеевого горизонта сформировался окультуренный слой мощностью около 10 см с аккумуляцией гумуса и основных питательных веществ, но сохранились высокая кислотность и слабая насыщенность почв Ca и Mg. На 19-летнем сеяном лугу окультуренность еще выше: меньше кислотность почв и больше поглощенных оснований. Однако гумусовый слой и здесь не превышает 10—12 см.

В рассмотренном разделе достаточное внимание уделено не только природным условиям, но и растительности, что следовало бы отразить и в его названии.

Раздел «Формирование и развитие агрофитоценозов в тундре» (с. 20—116) состоит из нескольких подразделов, написанных разными авторами.

Подраздел «Структура, продуктивность травостоя и свойства почв на разновозрастных сеяных лугах» (с. 20—54) написан Н. С. Котелиной, И. Б. Арчеговой, В. А. Мартыненко. При изучении состава, структуры, биологической продуктивности надземной и подземной фитомассы и хозяйственного урожая травостоев использовали общепринятые методы исследований с заложением большого числа (повторность до 100) мелких (50×50 см) площадок. Вызывает недоумение срезание проб травостоя на высоте 3 см, поскольку биологическую продуктивность принято учитывать срезанием травостоя на уровне почвы, пастбищного урожая — на высоте 5 см и сенокосного — 7 см. Следовательно, полученные авторами показатели биологической продуктивности занижены, особенно если иметь в виду преобладание в травостоях низового злака — мятлика лугового. Далее детально рассмотрена биология высеваемых злаков (местных популяций) — мятлика лугового и лисохвоста лугового. Прослежены формирование ими долголетних фитоценозов на окультуренных и интенсивно удобряемых участках и затем медленное отундровение заброшенных (без ухода) сеяных лугов. Но в небольшом обилии мятлик сохраняется даже через 20 лет в восстановившемся тундровом покрове. Значительно менее жизнестоек лисохвост. На неудобряемых или слабоудобряемых сеяных лугах он быстро выпадает, заменяясь мятликом. Отмечаются большие обилие и площадь листьев у мятлика, обеспечивающие высокие урожаи при внесении удобрений. Биологическая (явно заниженная, о чем мы говорили выше) продуктивность мятликовых травостоев 5—6-летнего возраста достигает 4.3, а 18—19-летнего — 4.0 т/га сухого вещества.

Чистые (одновидовые) посевы лисохвоста или мятлика в целом более продуктивны, но смешанные дают в первые годы жизни больше фитомассы (за счет лисохвоста). Смешанные травостои лучше поедаются животными.

Подраздел «Состав альгофлоры целинных и подвергшихся освоению почв» (с. 54—64) написан Г. Н. Перминовой и М. В. Гецен. При обобщении материалов отмечено, что на минеральных пятнах тундровых почв по числу видов и клеток преобладают синезеленые водоросли, способные включать молекулярный азот в биологический круговорот. Поэтому группе синезеленых водорослей было уделено особое внимание. В почвах Воркутинской тундры авторами выявлено 189 видов водорослей с десятью разновидностями и формами, принадлежащих к 77 родам: зеленые — 67 видов, синезеленые — 51, желтозеленые — 39, диатомовые — 31, эвгленовые — 1. Авторами обнаружено 164 вида, другие 25 видов были найдены раньше (Дорогостайская, Новичкова-Иванова, 1967). Наибольшее разнообразие видов водорослей (69%) отмечено на целинных почвах. Приведены видовой состав водорослей и условия их развития. Нарушение тундровых почв ведет к обеднению их альгофлоры, но в процессе окультуривания происходит ряд сукцессий, в результате которых альгофлора вновь обогащается до степени целинных альгофлор, но с изменением видового и группового составов. Сходство видового состава альгофлоры целинных и окультуренных почв незначительно — 20—36%. Отмечается сохранение общего зонального признака — доминирование зеленых водорослей. При высоких дозах азотных удобрений на лугах выпадает синузия азотфиксирующих синезеленых водорослей. Полученные данные по биомассе водорослей показывают значительное участие их в накоплении органического вещества в целинной и особенно в окультуренной луговой почве, а также биологическом закреплении элементов минерального питания.

Следующий подраздел «Ассимиляционная поверхность злаковых трав долголетних сеяных лугов» (с. 64—86) написан Е. С. Болотовой. В указанном направлении физиология мятлика и лисохвоста в тундре ранее не изучалась. Между тем для фотосинтеза очень важна общая площадь листьев луга. Посевы мятлика с лисохвостом за период вегетации (43—58 дней) образуют большую площадь листьев, достигающую к началу цветения

63—78 тыс. м². Это не меньше, чем в лесной зоне (Работнов, 1950; Алексеенко, 1967), и больше, чем в лесотундре (Силина, 1965). Особенно велика площадь листьев у вегетативных побегов мятлика и у лисохвоста.

Следующий подраздел «Содержание протеина и основных элементов минерального питания в сеяных травах» (с. 86—97) написан Р. А. Рашевской. Как и всюду, в тундре применение минеральных удобрений на сеяных лугах повышает их продуктивность и долголетие. Автор проследила этот процесс по годам жизни травостоев и в течение вегетационного периода. Содержание протеина, азота, фосфора и калия в разных органах растений в разные периоды сезона менялось, но соотношение минеральных элементов в отдельных органах оставалось сходным. Наблюдалась сбалансированность режима питания трав на долголетних сеяных лугах на высоком уровне минеральных удобрений. Отмечается важное значение весенней подкормки удобрениями посевов злаков, способствующей увеличению в растениях питательных веществ и урожая. В корневищах подкормленных растений возрастает запас питательных веществ, благоприятствующих перезимовке и ранневесеннему отрастанию травостоев.

Следующий подраздел «Фосфорный обмен у злаков на сеяных лугах» (с. 97—109) также написан Р. А. Рашевской. Химический состав дикорастущих трав Крайнего Севера довольно хорошо изучен, но об углеводном обмене мятлика и лисохвоста данных почти нет. Исследования показали, что по сравнению с умеренными широтами эти виды в Заполярье содержат большое количество богатых энергией веществ, что свидетельствует о более эффективном использовании ими энергии солнечного освещения по сравнению с растениями умеренных широт.

Раздел «Углеводы сеяных трав» (с. 109—116), написанный В. М. Швецовой и А. Г. Корбун, посвящен содержанию углеводов в исследованных растениях и их динамике в течение вегетационного периода, а также под влиянием внесения удобрений.

Раздел «Почва как компонент биогеоценоза». Первый подраздел «Физические свойства и особенности гидротермического режима задернованных поверхностно-глеевых почв под сеяными лугами» (с. 117—123) написан А. В. Кононенко. Установлено, что почвы долголетних (15—17 лет) сеяных лугов тундры более благоприятны по водно-физическим свойствам для роста растений, чем почвы недавнего срока освоения (4—5 лет). Но это наблюдается только в верхних 10—12 см почвы. Ниже сохраняются все основные черты целинной почвы. Гидротермический режим освоенных почв более благоприятен по влажности и аэрации по сравнению с целинными.

Подраздел «Окислительно-восстановительные процессы и подвижные соединения в задернованной поверхностно-глеевой почве» (с. 123—129) написан А. Н. Ципановой. В почве 15-летнего луга содержание железа было довольно высоким. Как и в целинных почвах, здесь наблюдалось относительное накопление подвижных форм железа. Постепенно величина закисного железа на окультуренных почвах уменьшается и снижаются величины окислительно-восстановительного потенциала (Eh).

Подраздел «Химический состав лизиметрических вод тундровых почв» (с. 129—145) написан И. Б. Арчеговой. Впервые для почв Воркутинской тундры получены данные о количестве мигрирующих в профиле подвижных органических веществ и Fe_2O_2. Отмечается слабое воздействие на минеральную массу верхнего почвенного горизонта мигрирующих из органогенного слоя слабокислых разбавленных растворов, характеризующихся небольшим содержанием органических веществ. Освоение целинных почв без внесения удобрений существенно не изменяет содержания подвижных (водорастворимых) компонентов почвы.

Подраздел «Условия питания растений как один из факторов развития агрофитоценозов» (с. 145—152) написан Н. А. Антоновым. Автор изучал влияние органических и минеральных удобрений, вносимых на целину, на последующие урожаи сеяных многолетних трав. Устанавливались сроки и дозы минеральных удобрений при уходе за сеяными лугами. Исследования

показали, что внесение азотных удобрений осенью дает бо́льшую прибавку урожая, чем весеннее в тех же нормах. Осенняя подкормка целесообразнее и с точки зрения меньшего повреждения дернины тракторами. С увеличением дозы азота урожай возрастал, но непропорционально. Наиболее эффективно совместное внесение NPK с известью. Оптимальной дозой азота является 90—120, а в сочетании с фосфорно-калийными — 150 к/га, вносимых дробно.

Раздел «О возможности создания злаково-бобовых агрофитоценозов» написан Н. С. Котелиной, Л. К. Груниной, З. Г. Улле (с.153—175). Прежде чем подойти к решению вопроса, авторы глубоко проанализировали биологию, экологию и ареалы бобовых, встречающихся в Заполярье, как естественно произрастающих, так и заносных. Из 22 видов бобовых, распространенных в Большеземельской тундре, только 5 могут представить интерес для района Воркуты: астрагал субарктический, копеечник арктический, клевер люпиновидный, ползучий и луговой. Был изучен химический состав этих видов растений с целью выявления кормовых достоинств. Выяснилось, что они в суровых условиях восточноевропейской тундры за короткий вегетационный сезон накапливают относительно большую фитомассу, богатую питательными веществами. Далее рассмотрен ход развития разных видов в агрофитоценозах при удобрении и известковании на ранее окультуренной почве. Испытание указанных выше видов бобовых в посевах показало их хорошее развитие, обильное цветение и достаточно высокую обсеменяемость, особенно у местных видов — копеечника, астрагала арктического. клевера люпиновидного, а из заносных — клевера ползучего.

Рецензируемая коллективная монография вносит много нового в познание формирования и жизнеспособности луговых агрофитоценозов Заполярья, изменений структуры, гидротермического режима и химизма окультуренных почв, а также их альгофлоры. Чрезвычайно интересна способность растений за короткий вегетационный сезон накапливать большое количество пластических веществ, обеспечивающих перезимовку, ранневесеннее отрастание и накопление большой фитомассы и питательных веществ. Работа несет богатую и разнообразную информацию, интересна ученым и полезна практикам.

Существенным методическим упущением в работе, как уже было сказано выше, явилось срезание укосов для определения биологической продуктивности травостоев на высоте 3 см, а не у поверхности почвы, как это принято, вследствие чего получены несколько заниженные показатели. Досадно, что при характеристике ерниковой тундры нигде не дано латинского названия ерника (с. 11 и далее), нет и латинских названий мхов и видовых наименований в родах *Cladonia*, *Peltigera* (с. 12).

Кроме того, нельзя не сделать замечание по поводу названия рецензируемой книги, начинающегося словами «Биогеоценологические исследования. . .» Это — всего лишь погоня за «модой», поскольку проведенные авторами комплексные исследования не имели биогеоценологического (системного) аспекта.

ЛИТЕРАТУРА

Алексеенко Л. Н. (1967). Продуктивность луговых растений в зависимости от условий среды. Л., Изд. ЛГУ. — Алисов Л. Н. (1947). Климатические области и районы СССР. М., Географгиз. — Дорогостайская Е. В., Новичкова-Иванова Л. Н. (1967). Об изменении альгофлоры тундровых почв в результате их освоения. Бот. ж., 52, 4. — Сеяные луга в тундре. (1978). Сыктывкар. Ротапринт Коми филиала АН СССР. — Силина К. А. (1955). Биологические особенности лисохвоста лугового в условиях лесотундровой зоны. Бот. ж., 40, 4. — Работнов Т. А. (1950). Некоторые вопросы изучения структуры луговых травостоев. Бюл. МОИП, отд. биол., 55, 2. — Хантимер И. С. (1974). Сельскохозяйственное освоение тундры. Л., Наука.

Е. П. Матвеева.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова
АН СССР,
Ленинград.

Получено 28 V 1980.

ХРОНИКА

УДК 002.704.31 : 006.3 : 584.9

Е. М. Лавренко

К 50-ЛЕТИЮ ПЕРВОЙ ПРОИЗВОДСТВЕННОЙ КОНФЕРЕНЦИИ ГЕОБОТАНИКОВ И ФЛОРИСТОВ (25 II—2 III 1931 г.)[1]

E. M. LAVRENKO. ON THE 50TH ANNIVERSARY OF THE 1ST WORKING CONFERENCE OF GEOBOTANISTS AND FLORISTS (25 II—2 III 1931)

Первая производственная конференция геоботаников и флористов, созванная по инициативе Ботанического сада Академии наук СССР, проходила с 25 II по 2 III 1931 г. в г. Ленинграде. Эта конференция сыграла не только большую организационную роль в проведении важных в производственном отношении геоботанических и флористических исследований, но также в не меньшей мере — и в подготовке и выполнении ряда фундаментальных исследований флоры и растительности СССР в целом. К сожалению, в ботанической литературе роль этого совещания освещена недостаточно. Хроникальная статья Ю. Д. Цинзерлинга (1933) слишком коротка и не отражает полностью работы совещания.

Совещание было представительным, в нем, кроме докладчиков, принимали участие геоботаники и флористы старшего поколения — В. В. Алехин, Н. А. Буш, В. С. Доктуровский, А. П. Ильинский, О. Э. Кнорринг-Неуструева, Н. И. Кузнецов, И. В. Новопокровский, И. И. Спрыгин, А. Ф. Флеров, А. В. Фомин, А. П. Шенников и др.; из более молодых в то время ботаников — В. Н. Андреев, П. А. Баранов, И. Х. Блюменталь, Е. Г. Бобров, А. Г. Борисова, М. М. Ильин, А. В. Калинина, А. А. Корчагин, В. И. Кречетович, С. Ю. Липшиц, М. И. Нейштадт, П. Н. Овчинников, В. И. Полянский, А. С. Порецкий, Л. Е. Родин, Б. А. Тихомиров, М. С. Шалыт, Е. В. Шифферс, С. В. Юзепчук и др.

В настоящее время очень мало осталось в живых непосредственных участников этого совещания, а из докладчиков живы только автор этих строк и профессор Н. Я. Кац (Москва).

На этом совещании после вступительного слова академика **Б. А. Келлера** обсуждался вопрос о создании многотомной «Флоры СССР», охватывающей все высшие сосудистые растения нашей страны.

С докладами на эту тему выступили **В. Л. Комаров** («Цели и задачи издания флоры СССР») и **Б. А. Федченко** («Порядок выполнения работ по флоре СССР»).[2]

Как сообщил в своей статье Е. Г. Бобров (1935), этим докладам предшествовала большая работа ряда сотрудников Гербария по формулировке основных установок и программы этого издания. В своем докладе В. Л. Комаров остановился на принципах, положенных в основу будущей «Флоры СССР». В дальнейшем эти предложения были опубликованы им в Предисловии к I тому «Флоры СССР» (Комаров, 1934). Список этих довольно многочисленных предложений начинается с того, что «Флора» в отношении принятых в ней систематических единиц и распределения материала по семействам и родам должна быть проникнута духом эволюционного учения. Расположение материала внутри семейств и родов должно по возможности отражать историю их формирования. В основу общего расположения материала берется система А. Энглера.

---

[1] Автор статьи очень благодарен Е. Г. Боброву и М. Э. Кирпичникову за сообщенную ими информацию о зарубежных изданиях «Флоры СССР», которая использована в этой статье.

[2] Заведующий Гербарием в те годы Б. А. Федченко включил в план работ на 1929—1933 гг. составление «Флоры СССР».

Следующее предложение касается трактовки вида: «Категории вида и рода желательно брать в их более узком естественном толковании, отражающем генетические, а не формальные взаимоотношения родственных организмов. Виды, как географические образования, роды, как совокупности, вытекающие из дивергенции в потомстве основных родоначальников данной группы». Разновидности в отдельности не описываются, а в случае необходимости они приводятся в диагнозе соответствующего вида без цитации источников их описания. Говоря современным языком, в основу понимания вида была положена монотипическая трактовка последнего.

Следует отметить, что в Предисловии В. Л. Комаров не упоминает о том, что в этом издании применен принцип выделения серий (рядов видов). Как известно, выделение серий как первой надвидовой таксономической единицы пропагандировалось Комаровым в его известной монографии о роде *Caragana* (Комаров, 1908).

В решении конференции было записано: «признать настоятельно необходимым написание „Флоры СССР" не более чем в пять лет, поручив Ботаническому саду АН выделение рабочей группы в 20 человек, при широком привлечении работников из других ботанических центров Союза, с передачей печатания и распространения „Флоры" акционерному обществу „Советская энциклопедия" и рекомендовать общественным организациям Ботанического сада создать контроль над всей работой по изданию „Флоры"».

Кроме общей «Флоры СССР», конференция признала необходимым издать местные «Флоры», охватывающие всю территорию СССР. Это имело актуальное значение при разрешении очередных вопросов народного хозяйства и подготовки кадров (Цинзерлинг, 1933 : 70).

Как известно, выпуск «Флоры СССР» был закончен опубликованием последнего, XXX тома в 1964 г. издательством АН СССР.

Следует упомянуть о том, что эта конференция вызвала на соревнование Институт растениеводства, который должен был составить «Культурную флору СССР». ВИР принял этот вызов и опубликовал целый ряд томов «Культурной флоры СССР», но это издание, к сожалению, до сих пор далеко не закончено.

По вопросу геоботанического районирования было сделано два доклада — **Р. И. Аболиным** и **Е. М. Лавренко.** Первый докладчик коснулся геоботанического районирования СССР в его общей форме, а второй остановился на частном геоботаническом районировании (болот, лесов, природной кормовой площади и т. д.). Эти доклады вызвали оживленные прения.

Методике геоботанических исследований были посвящены доклады **Л. Г. Раменского, А. А. Гроссгейма, А. П. Шенникова, Б. А. Келлера.**

Избранная конференцией комиссия по выработке методики обсудила ряд вопросов, в том числе вопрос о количественных методах учета, и приняла решение о составлении единой методики. В качестве основных общих методов количественного учета были приняты: 1) предложенный Б. А. Келлером метод однометровых площадок с учетом обилия по Друдэ на 100-метровых площадках; 2) метод проективного учета Раменского.

Кроме того, на конференции были заслушаны доклады о степях, пустынях и горах как базе животноводческого хозяйства (**Р. И. Аболин**) и о задачах и методах изучения болот (**Д. А. Герасимов** и **Н. Я. Кац**). Представитель зернотреста сделал доклад о необходимости геоботанического и флористического обследования зерновых и животноводческих совхозов. Следует заметить, что и до созыва этой конференции большая часть геоботанических, а отчасти и флористических работ была связана с решением практических задач: изучение торфяных болот как источников топлива, природных кормовых угодий, растительных ресурсов и т. д.

Мне запомнилось два эпизода этого совещания. Как уже упоминалось, в числе основных докладчиков по методике геоботанических исследований был Л. Г. Раменский, глубокий исследователь, но не всегда умеющий организовать свои исследования и научные сообщения. И на этот раз он не уложился в положенное время, так как старался в своем докладе полностью изложить свою концепцию непрерывности растительного покрова и методы изучения последнего, на что ему потребовалось больше часа. Свое сообщение он делал, расхаживая вдоль эстрады (конференция проходила в бывшем клубе БИН, ныне «зеленом домике», где помещается Лаборатория географии и картографии растительности), и его доклад, как всегда, имел характер экспромта. После его сообщения к нему обратился Б. А. Келлер, который сказал: «Вы, Леонтий



СОСТАВ РЕДАКЦИИ

Бобров Е. Г.
Буш Н. А.
Гроссгейм А. А. (Баку)
Ильин М. М.
Келлер Б. А.
Комаров В. Л.
Крашенинников И. М.
Кречетович В. И.
Овчинников П. Н.
Павлов Н. В. (Москва)
Рожевиц Р. Ю
Федченко Б. А.
Фомин А. В. (Киев)
Шишкин Б. К.
Юзепчук С. В.

Главный редактор *В. Л. Комаров*
Секретарь Редакции *Е. Г. Бобров*

Технический редактор *А. Д. Покровский*
Ученый корректор *Н. Г. Редько*

Обложка и форзац работы
художника В. Изенберга

Григорьевич, всегда выступаете с теоретическими соображениями, не подтверждая их результатами конкретных исследований»; при этом сам он демонстрировал изданную в 1931 г. работу «Степи ЦЧО», являющуюся результатом исследований как Б. А. Келлера, так и его сотрудников. Но и на этот раз Леонтий Григорьевич добился известного признания, так как предложенный им метод проективного покрытия был принят совещанием как один из основных.

Второй эпизод связан с выступлением крупного таксономиста и ботанико-географа М. Г. Попова по вопросу об оценке известной сводки «Флора Средней Европы», написанной немецкими учеными P. Ascherson и P. Graebner (1896—1913). Флора этих двух авторов рассматривалась в прениях по вопросу о понимании вида в будущей «Флоре СССР» как негативный образец ввиду обилия в ней многочисленных разновидностей и форм у более или менее полиморфных видов и употребления таких широких таксономических понятий, как conspecies (Gesamtart). Неожиданно для всех присутствующих М. Г. сказал, что если бы мы написали подобную «Флору» для СССР, то это было бы замечательно.

Рассмотрим, каковы же конкретные результаты этой конференции и как они повлияли на развитие ботанической науки в СССР.

Данное совещание узаконило те организационные мероприятия в области флористических исследований, которые были намечены рабочими группами, состоящими из сотрудников Гербария. Как совершенно справедливо отметил Е. Г. Бобров (1935), эта «Флора» могла быть написана только после слияния Ботанического сада и Ботанического музея, в результате чего осенью 1931 г. был окончательно решен вопрос об организации единого Ботанического института в системе АН СССР, и гербарий Ботанического музея, находившийся ранее в одном из зданий Академии наук на Биржевом проезде Васильевского острова, был перевезен в здание Гербария БИН. Эта грандиозная работа по перевозу и дальнейшей инсерации материалов Ботанического музея была проведена под непосредственным руководством Е. Г. Боброва. Как уже упоминалось, очень большую работу как перед конференцией, так и после нее по разработке основных положений создания «Флоры СССР» провели специальные бригады. Так, в бригаду по разработке проекта «Флоры» для предстоящей конференции вошли С. В. Юзепчук, Ю. Н. Воронов, Е. Г. Бобров, В. И. Кречетович, Б. А. Федченко, В. А. Петров, Р. Ю. Рожевиц.

После окончания конференции на производственном совещании Гербария была выделена бригада по созданию «Флоры СССР», в которую вошли Е. Г. Бобров, Ю. Н. Воронов, М. М. Ильин, И. М. Крашенинников, В. И. Кречетович, В. Л. Некрасова, В. А. Петров, Р. Ю. Рожевиц, Б. А. Федченко, Н. В. Шипчинский и С. В. Юзеп-

ФЛОРА СССР

СОДЕРЖАНИЕ ТОМОВ

Напечатано по распоряжению Академии Наук СССР

Август 1933 г. Непременный секретарь акад. В. Волгин

Макет проспекта худ. А. А. Доминик, АНИ № 239. Бумага 72 Х 110 (1/16 л.), — 7050 печ. зн.
Ленгорлит № 16982. — Заказ № 2625. — Тир. 10.000 экз.

Типография Академии Наук СССР. В. О., 9 линия, 12.

чук. Из этой бригады позднее была выделена «тройка» в составе Б. А. Федченко, Н. В. Шипчинского, Е. Г. Боброва как исполнительная.

Обращает на себя внимание, что в составе этих бригад преобладали тогда молодые ученые — Е. Г. Бобров, В. И. Кречетович, В. А. Петров, С. В. Юзепчук, — но были и ученые средних лет — М. М. Ильин, И. М. Крашенинников и Н. В. Шипчинский.

Главным редактором всего издания был выбран академик В. Л. Комаров, а ученым секретарем — Е. Г. Бобров, была намечена большая редакционная коллегия из виднейших ботаников, представителей одиннадцати городов СССР. Состав этой редколлегии (см. рисунок) был опубликован только в буклете «Флора СССР», который был разослан подписчикам в качестве рекламы. Больше нигде об этой редколлегии не упоминалось и участия в работе она не принимала.

Уже в 1934 г. вышло два первых тома «Флоры». Второй том, посвященный злакам, был в основном написан известным агростологом Р. Ю. Рожевицем, но ряд трудных политипных родов злаков был обработан тогда молодыми специалистами: Н. Ф. Гончаровым — *Koeleria*, Е. Г. Бобровым и В. И. Кречетовичем — *Festuca*, также В. И. Кречетовичем — *Atropis* (*Puccinellia*), а вся триба *Hordeae* — молодым выдающимся агростологом С. А. Невским.

В дальнейшем в течение 30-х годов до Великой Отечественной войны вышло 10 томов, т. е. треть «Флоры СССР».

В послевоенный период основную организационную и редакторскую работу по «Флоре» осуществляли Б. К. Шишкин и Е. Г. Бобров. Общий стиль «Флоры» был выдержан до конца издания — вид понимался сравнительно узко и близкие виды объединялись в ряды.

Это издание, несмотря на некоторые недостатки, в частности слишком большие размеры видовых диагнозов, особенно в последних томах, является крупнейшим флористическим произведением нашего века.

«Флора СССР» охватила флору большей части внетропической Евразии — самого крупного материка Земли. Естественно, что она представила большой интерес для флористов всех стран, окружающих СССР как с запада, так и с юга, а частично и Северной Америки.

В этом издании флора СССР в большинстве случаев была обработана критически, с учетом всей литературы, на основе анализа обширных гербарных материалов, хранящихся в Гербарии БИН АН СССР, а иногда — в Гербариях ботанических учреждений других городов нашей страны.

Вероятно, всем этим и объясняется то обстоятельство, что это издание привлекло внимание большинства флористов, изучающих флору тех или иных частей Голарктики вне территории СССР. Это выразилось в следующем. В 1964 г. в ФРГ было опубликовано фототипическое издание с 1 по 13 том (Catalog, 255, 1979 : 66—67). По инициативе ботанических учреждений США были полностью переведены на английский язык тома с 1 по 21 и 24 (Catalog, 262, 1980 : 69—71).

Подобные переводы на иностранный язык многотомного чисто научного издания — явление нечастое. Все это, конечно, свидетельствует о большом международном значении издания «Флоры СССР».

Часть основных авторов «Флоры СССР» была удостоена Государственной премии СССР. «Флора» послужила основой для издания многочисленных региональных «Флор» в границах союзных республик или более крупных регионов. Почти все эти оригинальные «Флоры» уже изданы. Остались неоконченными «Флоры» Армянской ССР, Литовской ССР, Таджикской ССР и «Флора Кавказа» А. А. Гроссгейма и некоторые другие.

Результатом обсуждения на конференции методики геоботанических исследований явились создание и публикация в 1932 г. «Программы для геоботанических исследований», составленной коллективом ботаников преимущественно БИН АН СССР под общей редакцией Б. А. Келлера и В. Н. Сукачева. Это руководство было переработано и издано в 1938 г. под названием «Методика полевых геоботанических исследований» под общей редакцией Б. Н. Городкова. Эти издания сыграли большую роль при проведении геоботанических исследований, охвативших почти всю территорию нашей страны. Можно думать, что это совещание также побудило Л. Г. Раменского создать важное методическое руководство по комплексному изучению земель — «Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель» (1938).

Данная конференция оказала большое влияние и на публикацию обобщающих трудов по растительности нашей страны. В течение 30-х годов была создана «Карта растительности СССР» М. 1 : 5 000 000. На ней был показан естественный растительный покров, а для распаханных территорий — те природные климаксовые сообщества, которые покрывали их ранее. Это была первая обзорная карта растительности нашей страны. Ее авторы — коллектив отдела геоботаники БИНа под общей редакцией Ю. Д. Цинзерлинга; после его кончины редактором стал Е. М. Лавренко. Карта была снабжена пояснительным текстом. Эта карта явилась основой для разработки геоботанического районирования СССР. Работа «Геоботаническое районирование СССР» — также коллективный труд — была опубликована после войны в 1947 г. в серии изданий СОПС (Совета по изучению производительных сил СССР) в трудах Комиссии по естественноисторическому районированию СССР. Составляли этот труд Я. Я. Васильев, Е. М. Лавренко, А. И. Лесков, В. П. Малеев, А. В. Прозоровский, А. П. Шенников при участии Б. Н. Городкова, К. Н. Игошиной, Е. П. Матвеевой, Л. Е. Родина, Л. А. Соколовой, К. И. Солоневича, Е. В. Шифферс (редактор Е. М. Лавренко).

В 30-е годы было опубликовано также два тома итогового труда «Растительность СССР» (1938—1940), представляющего по существу серию монографий по истории растительности СССР и основным типам растительности (тундры, болота, луга, степи, пустыни, сорная растительность). Инициаторами издания «Растительность СССР» были также Б. А. Келлер и В. Н. Сукачев. Таким образом, конференция, которой посвящена эта статья, послужила толчком к изданию целого ряда обобщающих работ по флоре и растительности нашей страны, что было результатом самоотверженной работы великолепных коллективов того времени — Гербария и отдела геоботаники, в составе которых преобладали талантливые молодые и средних лет исследователи.

ЛИТЕРАТУРА

Бобров Е. Г. (1935). К истории издания «Флоры СССР». Сов. бот., 1. — Бобров Е. Г. (1965). «Флора СССР», работа над ней и значение этого издания. Бот. ж., 50, 10. — Геоботаническое районирование СССР. (1947). М.; Л., Изд. АН СССР. — Кирпичников М. Э. (1967). «Флора СССР» — крупнейшее достижение советских систематиков. Бот. ж., 52, 10. — Комаров В. Л. (1908). Введение к флорам Китая и Монголии. Монография рода *Caragana*, II. Тр. СПб. бот. сада, 29. — Методика полевых геоботанических исследований. (1938). М.; Л., Изд. АН СССР. — Программы для геоботанических исследований. (1932). Л.,

Изд. АН СССР. — Раменский Л. Г. (1938). Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М., Сельхозгиз. — Растительность СССР. (1938, 1940). 1, 2. М.; Л., Изд. АН СССР. — Флора СССР. (1934—1964). 1—30. М.; Л., Изд. АН СССР. — Цинзерлинг Ю. Д. (1933). Первая производственная конференция геоботаников и флористов 25 II—2 III 1931 г. Сов. бот., 1. — Ascherson P., Graebner P. (1896—1913). Synopsis der mitteleuropäischen Flora. Bd. 1—12. Leipzig, Engelman. — Catalog 255, 262 (1979, 1980). Floras, Plant geography, Plant sociology, Western Germany.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова
АН СССР,
Ленинград.

Получено 14 XI 1980.

УДК 002.704.31 : 006.3 : 584.9

ЮБИЛЕЙНАЯ СЕССИЯ, ПОСВЯЩЕННАЯ 100-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ АКАДЕМИКА В. Н. СУКАЧЕВА

O. N. SOLNTZEVA. JUBILEE SESSION, DEDICATED TO THE 100TH-ANNIVERSARY OF THE ACADEMICIAN V. N. SUKACHEV

В 1980 г. научная общественность страны отметила 100-летие со дня рождения выдающегося советского ученого, академика Владимира Николаевича Сукачева. Научный совет по проблемам биогеоценологии и охраны природы провел юбилейную сессию, посвященную этой дате. В торжественном заседании, проходившем в Москве с 25 по 27 ноября, приняли участие представители многих академических учреждений (Институт эволюционной морфологии и экологии животных им. А. Н. Северцова, Ботанический институт им. В. Л. Комарова, Главный ботанический сад, Институт леса и древесины СО АН СССР и др.), крупнейших вузов страны, ученики и последователи В. Н. Сукачева.

Широта научной деятельности ученого, огромный вклад его в различные отрасли биологии, важность проблем, над которыми он работал, отразились в тематике докладов, заслушанных на сессии.

Академик **Ю. А. Овчинников** открыл заседание и произнес вступительное слово о крупном вкладе Владимира Николаевича Сукачева в биологическую науку.

Одной из наиболее выдающихся заслуг В. Н. Сукачева является разработанное им учение о биогеоценозах. В докладе **М. С. Гилярова** подчеркивалось, что будучи последователем Ч. Дарвина Владимир Николаевич рассматривал биогеоценоз как диалектически взаимосвязанное и взаимопроникающее единство компонентов живой и неживой природы. В. Н. Сукачев первым начал развивать идею о том, что формирование этого природного единства происходит под влиянием тех же факторов, которые определяют процесс эволюции, поэтому изучать и анализировать биогеоценоз надо с позиций эволюционного учения Дарвина.

Н. В. Дылис в своем докладе о современном состоянии биогеоценологии в нашей стране убедительно показал, что идеи академика В. Н. Сукачева продолжают жить и развиваться, они нашли отклик во многих разделах естественных наук: эволюционном учении, физической географии, геоботанике, зоологии, лесоводстве, почвоведении, океанологии, космонавтике. В настоящее время биогеоценология эффективно развивается как в области теории, так и в области изучения природных систем. В различных районах страны ведутся стационарные биогеоценотические исследования, программу и основные направления которых определил В. Н. Сукачев. Эти исследования способствовали решению многих народнохозяйственных проблем, а также разработке теоретических вопросов биогеоценологии, часть которых была поставлена еще в трудах В. Н.

О применении математических методов при изучении сложных природных систем говорилось в докладах **Ю. М. Свирежева** и **А. С. Исаева.** Авторы отметили, что

В. Н. Сукачев неоднократно подчеркивал необходимость системного подхода при изучении такого многокомпонентного и динамичного природного образования, как лес. В настоящее время этот подход привлекает все большее внимание; для изучения экологических моделей необходимы дальнейшее совершенствование традиционных математических методов, использование новых направлений системного анализа. В качестве примера системного подхода к такой саморегулирующейся экологической системе, какой является лесной биогеоценоз, в докладе А. С. Исаева было рассмотрено взаимодействие леса и насекомых, показана необходимость изучения механизмов регуляции насекомых для повышения устойчивости биогеоценозов.

В. Г. Карпов в своем докладе отметил, что развитие учения о биогеоценозах способствовало перестройке научных подходов к изучению живой природы, сложных связей между компонентами природы и интенсивному развитию комплексных исследований. Большой роли В. Н. Сукачева в развитии почвоведения был посвящен доклад **С. В. Зонна**, который подчеркнул, что В. Н. рассматривал почву в качестве одного из компонентов биогеоценоза, как материальное отражение основных его свойств; обращал особое внимание на те показатели почв, которые выявляют их взаимосвязь с растительностью; способствовал развитию лесного почвоведения.

Другому важному направлению деятельности В. Н. был посвящен доклад **Н. И. Пьявченко.** Он рассказал о выдающейся роли академика В. Н. Сукачева в развитии научного болотоведения и истории растительности четвертичного периода. В. Н. Сукачев является создателем школы лесных болотоведов, а также новой ветви научных исследований — палеобиогеоценологии.

Доклад **С. Э. Вомперского** был посвящен огромной роли академика В. Н. Сукачева в лесоведении, углубившего и расширившего идею Г. Ф. Морозова о лесе как сложном природном единстве. Докладчик охарактеризовал многочисленные направления, в которых В. Н. плодотворно работал: дендрология, лесная генетика и селекция, лесная фитоценология, теория сукцессий растительных сообществ, история лесной растительности, лесная типология, полезащитное лесоразведение и др. Наиболее важным для лесоведения В. Н. считал создание общей естественной биогеоценотической классификации лесов на основе оценки материально-энергетических процессов, что и в настоящее время еще представляется делом будущего.

О значении работ академика В. Н. Сукачева в области лесной типологии сделал доклад **Л. П. Рысин**, который подчеркнул, что эти работы будут сохранять свое значение и в дальнейшем, так как в них предложен принципиально новый подход к изучению не только леса, но и природных явлений вообще. В. Н. разработал методику исследования типов леса и создал отечественную школу лесотипологов, определил связи между изучением типов леса и лесной практикой. Рассматривая лесную растительность в тесной взаимосвязи со средой, В. Н. тем самым подготовил базу для биогеоценотического подхода к изучению природы.

В докладах **В. Г. Карпова** и **Т. А. Работнова** был охарактеризован огромный вклад В. Н. Сукачева в теоретическую фитоценологию. В. Н. заложил основу для экспериментального изучения борьбы за существование между растениями в природных условиях, углубил и расширил задачи фитоценологии в этом направлении. На примере взаимоотношений растений в лесу В. Н. показал глубокую связь древесного яруса с остальной растительностью и экспериментально раскрыл механизмы конкуренции между отдельными ярусами леса. Большое значение для фитоценотических исследований имела также разработка В. Н. программы и методики стационарного изучения растительности.

Л. Ф. Правдин в своем докладе отметил, что В. Н. плодотворно объединил генетические и экологические исследования. Большое значение имели его работы в области эволюционной генетики. Сукачев составил схему филогенетических связей различных видов лиственниц Сибири и Дальнего Востока, схематическую карту изменчивости семенных чешуй видов ели, проводил работы по гибридизации видов ив и др.

Широкое применение фитоценотических идей В. Н. Сукачева на примере изучения тропической растительности раскрыл в своем докладе **А. Г. Воронов.** Опираясь на опыт работы в тропических лесах, докладчик показал, что и там применимы все методы, разработанные В. Н. Сукачевым, они представляют наиболее рациональную основу для исследований этих сложных сообществ.

Юбилейная сессия продемонстрировала огромное значение научной деятельности академика В. Н. Сукачева для советской науки, актуальность его идей, популярность как замечательного человека, большого ученого и организатора науки.

О. Н. Солнцева.

Институт эволюционной морфологии
и экологии животных имени А. Н. Северцова,
Москва.

Получено 12 I 1981.

УДК 002.704.31 : 006.3 : 502.7 (47)

ВСЕСОЮЗНОЕ СОВЕЩАНИЕ «ИЗУЧЕНИЕ, ЗАГОТОВКА И ОХРАНА ЛЕСНЫХ ДИКОРАСТУЩИХ ЯГОДНИКОВ НА ТЕРРИТОРИИ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ СССР В СВЯЗИ С ЗАДАЧАМИ ОСВОЕНИЯ ПРИРОДНЫХ РЕСУРСОВ НЕЧЕРНОЗЕМНОЙ ЗОНЫ» (1—3 X 1980, ПЕТРОЗАВОДСК)

B. A. SHUKHOBODSKY, S. YA. TYULIN. THE ALL-UNION CONFERENCE «INVESTIGATION, PROCUREMENT, AND PROTECTION OF THE FOREST WILD BERRIES IN THE EUROPAEAN PART OF THE USSR IN CONNECTION WITH THE PROBLEMS IN DEVELOPMENT OF THE NATURAL RESOURCES OF THE NON-CHERNOZEM ZONE» (1—3 X 1980, PETROZAVODSK)

Совещание, организованное институтами леса и биологии Карельского филиала АН СССР и Всесоюзным ботаническим обществом, проходило в период подготовки к XXVI съезду КПСС. Оно явилось своего рода отчетом о достижениях в области изучения и рационального использования ресурсов дикорастущих ягодников в истекшей 10 пятилетке. Вместе с тем оно заострило внимание участников на нерешенных еще вопросах. В работе совещания приняло участие более 100 специалистов из 48 научных учреждений и научно-производственных объединений РСФСР и пяти союзных республик. Было заслушано и обсуждено 24 доклада и сообщения, а 94 сообщения были представлены в демонстрационной форме. В период работы совещания была открыта выставка публикаций по проблеме за последнее пятилетие.

По установившейся традиции работа совещания была совмещена с очередным, четвертым, заседанием Комиссии по изучению дикорастущих ягодников Всесоюзного ботанического общества, совпавшим с пятилетним ее юбилеем. Совещание отметило положительную роль Комиссии по объединению и активизации усилий исследователей, привлечению внимания общественности к проблеме и ускорению внедрения результатов работ в практику. Доклады на совещании касались различных вопросов изучения, рационального использования, охраны и введения в культуру дикорастущих ягодников. Актуальным задачам лесного ресурсоведения и роли в нем изучения дикорастущих ягодников был посвящен установочный доклад **Л. К. Позднякова** (Красноярск).

Достижениям в области изучения, освоения и введения в культуру дикорастущих ягодников в региональном плане были посвящены сообщения **Т. И. Бобровниковой** (Гомель), **В. Ф. Буткуса, Д. К. Будрюнене, А. К. Рипа** (Вильнюс, Каунас, Саласпилс), **З. М. Вахрамеевой** (Петрозаводск), **А. Б. Горбунова, Е. В. Черных** (Новосибирск), **Т. В.** и **Я. Л. Пааль** (заповедник Кивач) и др.

Вопросы прогнозирования урожаев затронули в своих докладах **Т. Г. Воронова** (Петрозаводск), **И. Е. Иванова, А. Ф. Черкасов** и **В. В. Шутов** (Кострома) и др.

Аспектов эколого-ценотического изучения дикорастущих ягодников касались сообщения **Л. С. Белоусовой** (Москва), **Н. Л. Зайцевой** (Петрозаводск), **Ю. Рейер** (Тарту), **Е. Е. Тимошок** (Томск).

Анатомо-морфологическое направление исследований было представлено сообщениями **В. Ф. Буткуса** и **З. П. Буткене** (Вильнюс), **В. Б. Гедых** (Гомель), **П. Н. Токарева** и **И. Н. Токаревой** (Петрозаводск).

Погодичной вариабельности урожаев дикорастущих ягодников и анализу причин, ее вызывающих, были посвящены доклады **Т. В. Белоноговой, Н. Л. Зайцевой** (Петрозаводск), **Ю. М. Муратова** (Красноярск) и др.

О результатах исследований биохимического состава плодов и надземной массы дикорастущих ягодников говорилось в сообщениях **З. Ю. Бандзайтене** (Вильнюс), **А. М. Лебедевой** (Ленинград), **Е. В. Потаевич, Л. А. Кучко** (Петрозаводск).

Традиционно слабее других были освещены на совещании вопросы экономики, кормового значения ягодников, борьбы с их вредителями и болезнями.

Анализ докладов, представленных на совещании, показывает, что в истекшем пятилетии были достигнуты определенные успехи в разработке и внедрении в производство методик оценки ресурсов ягодников. Пополнились знания о закономерностях роста и плодоношения дикорастущих ягодников. Начаты комплексные исследования на ценопопуляционном уровне. По-прежнему большое внимание уделялось изучению биохимического состава широко распространенных видов ягодных растений; интенсивно продолжались работы по введению клюквы в культуру. Определенные успехи достигнуты по этому вопросу в республиках Прибалтики, УССР, БССР, Карельской АССР и Сибири.

Вместе с тем совещание отметило, что по ряду разделов проблемы исследования ведутся в недостаточном объеме (анатомия, морфология, систематика видов, их вредители и болезни, методы прогнозирования урожаев, экономика и механизация заготовок, мероприятия по повышению продуктивности и охране ресурсов дикорастущих ягодников и др.). Неудовлетворительно обстоит дело с выполнением решений предыдущих совещаний по проблеме. Ощущается острая потребность в создании центра, координирующего исследования.

Состояние проблемы хорошо отражено в опубликованных материалах совещания (Дикорастущие ягодные растения СССР. Петрозаводск, 1980, 226 с.).

В заключение следует отметить большую работу Оргкомитета совещания, выразившуюся в успехе его проведения.

Б. А. Шухободский, С. Я. Тюлин.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 22 XII 1980.

К СВЕДЕНИЮ ЧИТАТЕЛЕЙ

С 1 января 1982 г. цена за экземпляр нашего журнала устанавливается в размере 1 р. 90 к.

Стоимость годовой подписки 22 р. 80 к.

Это связано с увеличением стоимости бумаги для печати, затрат на полиграфическое исполнение журнала, расходов на подготовку рукописей и художественно-графическое оформление издания.

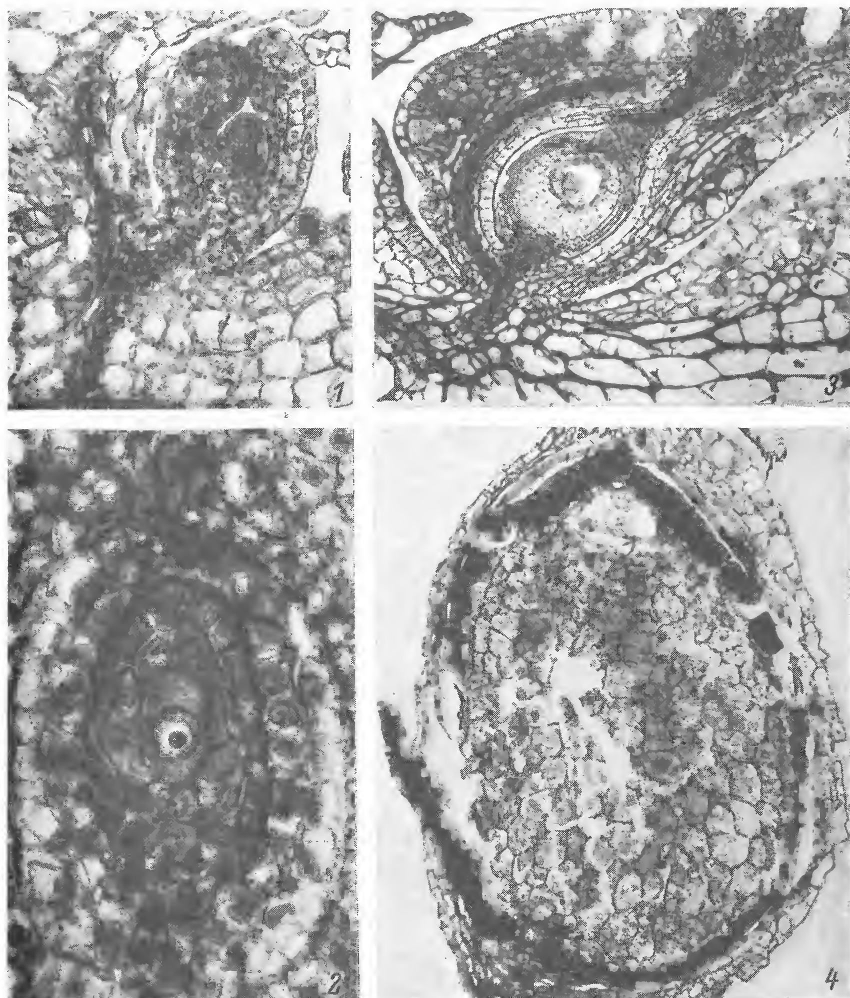
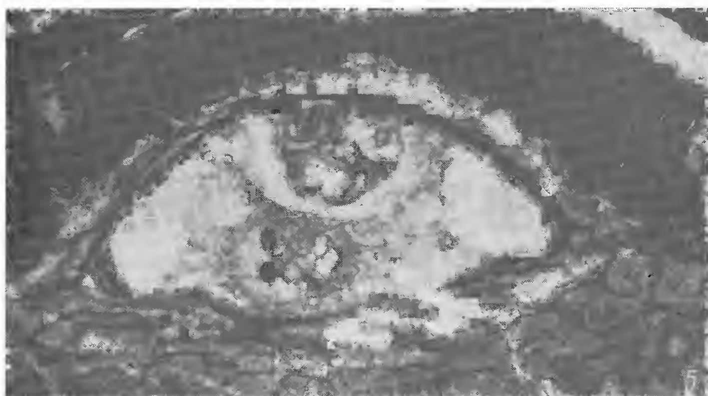


Рис. 3. Эмбриональные структуры *Peperomia blanda* (*1*, *3*, *5*, *6*) и *P. obtusifolia* (*2*, *4*).

1 — гинецей на ранней стадии формирования семяпочки; *2* — семяпочка с мейоцитом; *3* — строение семяпочки с оплодотворенным зародышевым мешком; *4*, *5* — зародышевый мешок после оплодотворения, слияние ядер в зиготе и образование первичного ядра эндосперма; *6* — первое деление зиготы и эндосперма; *7* — первое деление эндосперма.

К с. 1391



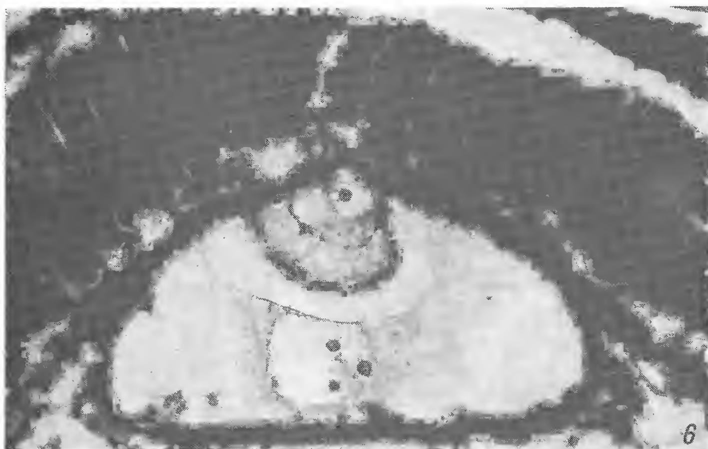
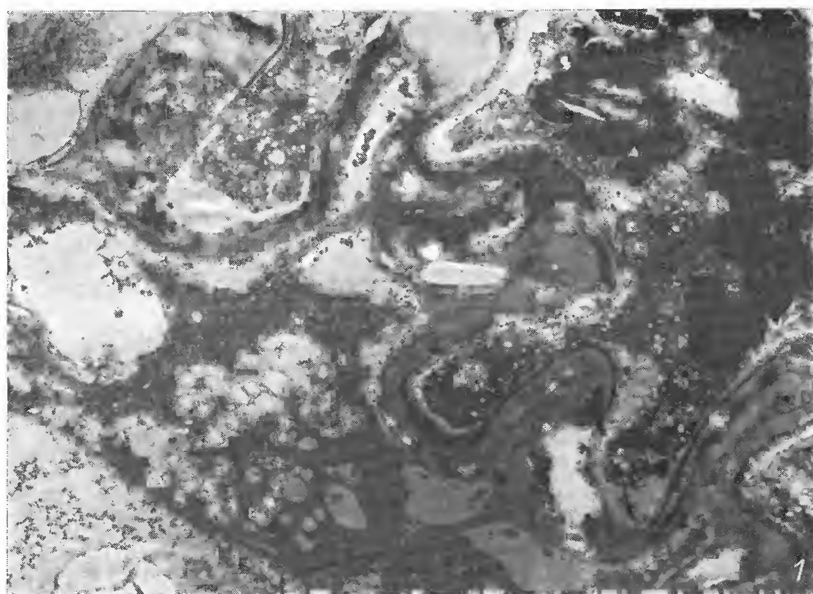




Рис. 3 (*продолжение*).



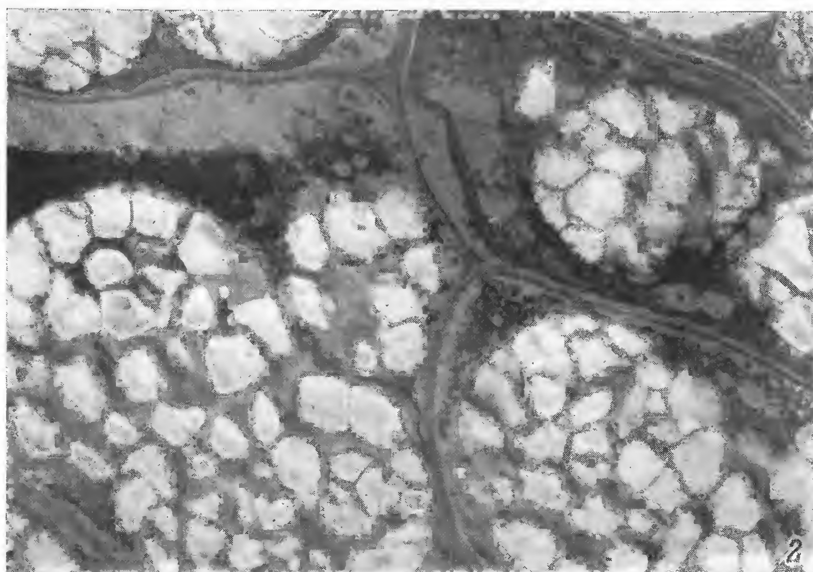


Рис. 4. Строение клеток нуцеллуса и интегумента *Peperomia blanda* на стадии оплодотворенного зародышевого мешка (электронограммы).

1 — строение пограничной зоны нуцеллуса (перисперма) и интегумента в микропилярной части семяпочки; смежная стенка волнистая; *2* — внутренние клетки нуцеллуса (перисперма) с развитыми амилопластами.

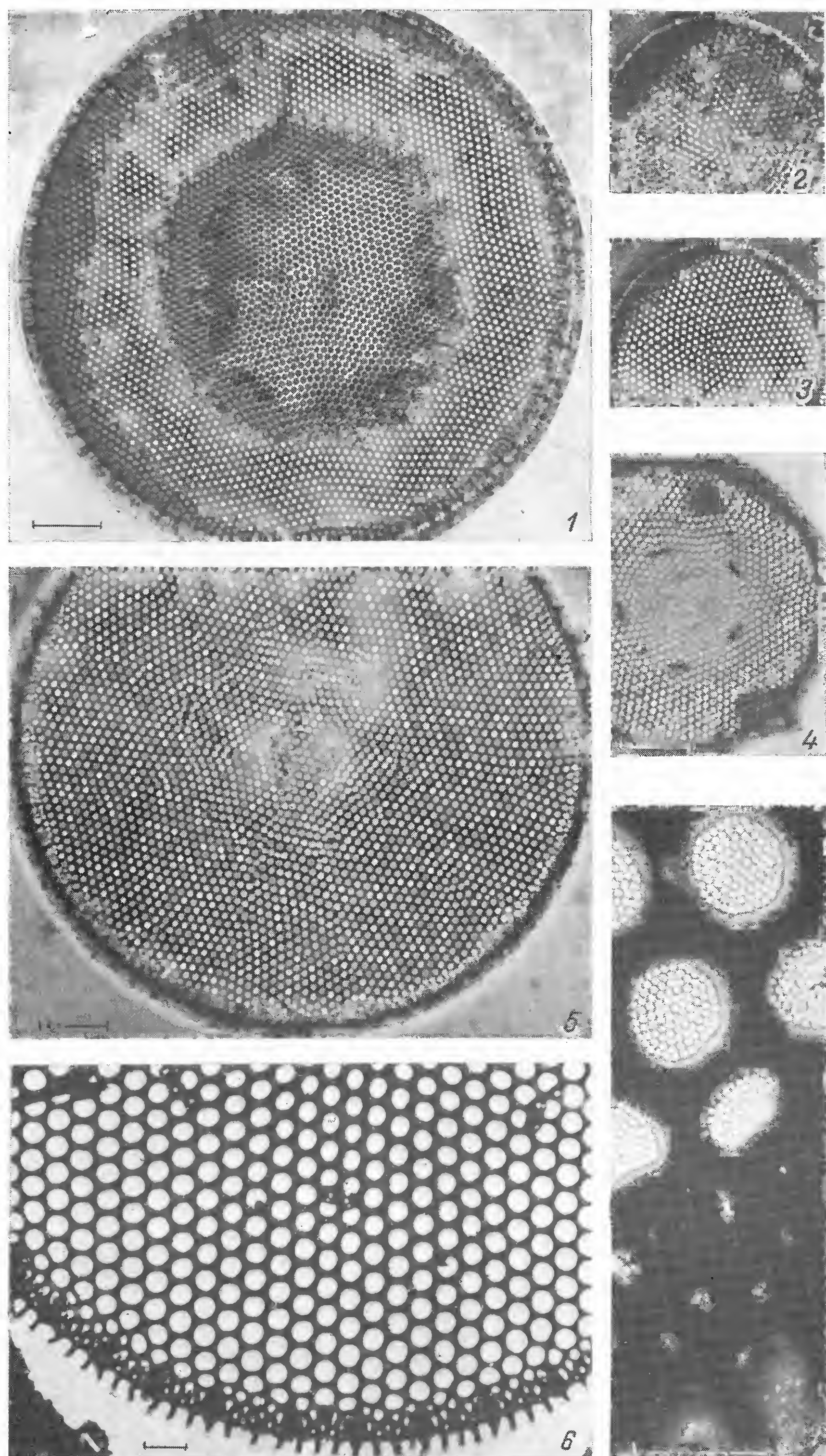


Рис. 1. *Thalassiosira anguste-lineata.*
(*1—5* — СМ; *6*, *7* — ТЭМ).

1—5 — створки с различным расположением ареол: выросты с опорами заметны в виде светлых и темных пятнышек; *6* — часть створки с центральными и краевыми выростами с опорами; *7* — расположение пор на крибруме (*1* — фьорд Оденсе; *2*, *3*, *6*, *7* — северная часть Тихого океана, Алеутский желоб; *4*, *5* — Черное море). Масштабные линейки: *1—5*=10 мкм; *6*, *7*=1 мкм.

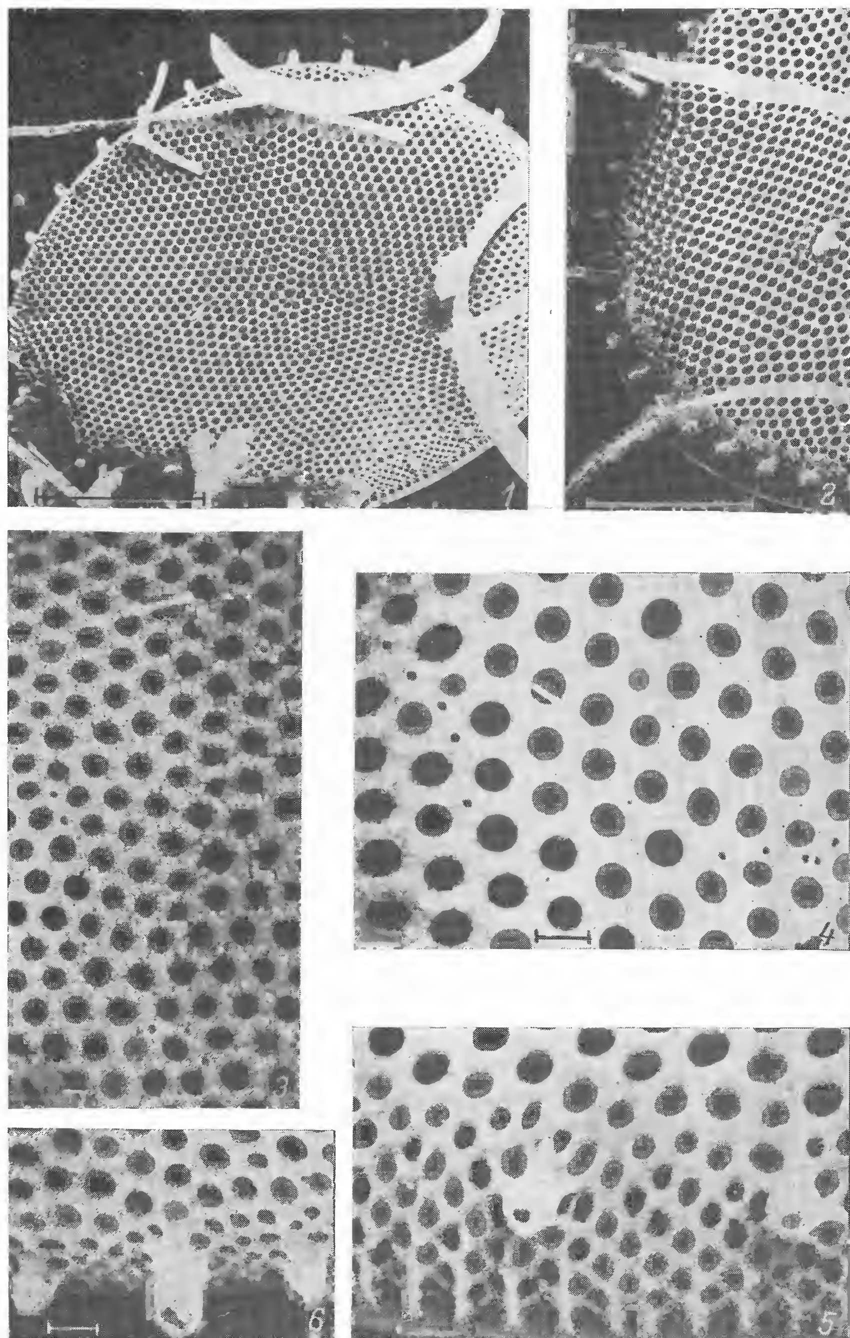


Рис. 2. *Thalassiosira anguste-lineata* (СЭМ).

Наружная поверхность створки: *1* — створка; *2* — край створки; *3*, *4* — расположение наружных отверстий у выростов с опорой и их число; *5* — структура загиба створки; *6* — два краевых выроста с опорами и двугубый вырост между ними (Белое море). Масштабные линейки: *1*, *2*=10 мкм; *3*—*6*= =1 мкм.

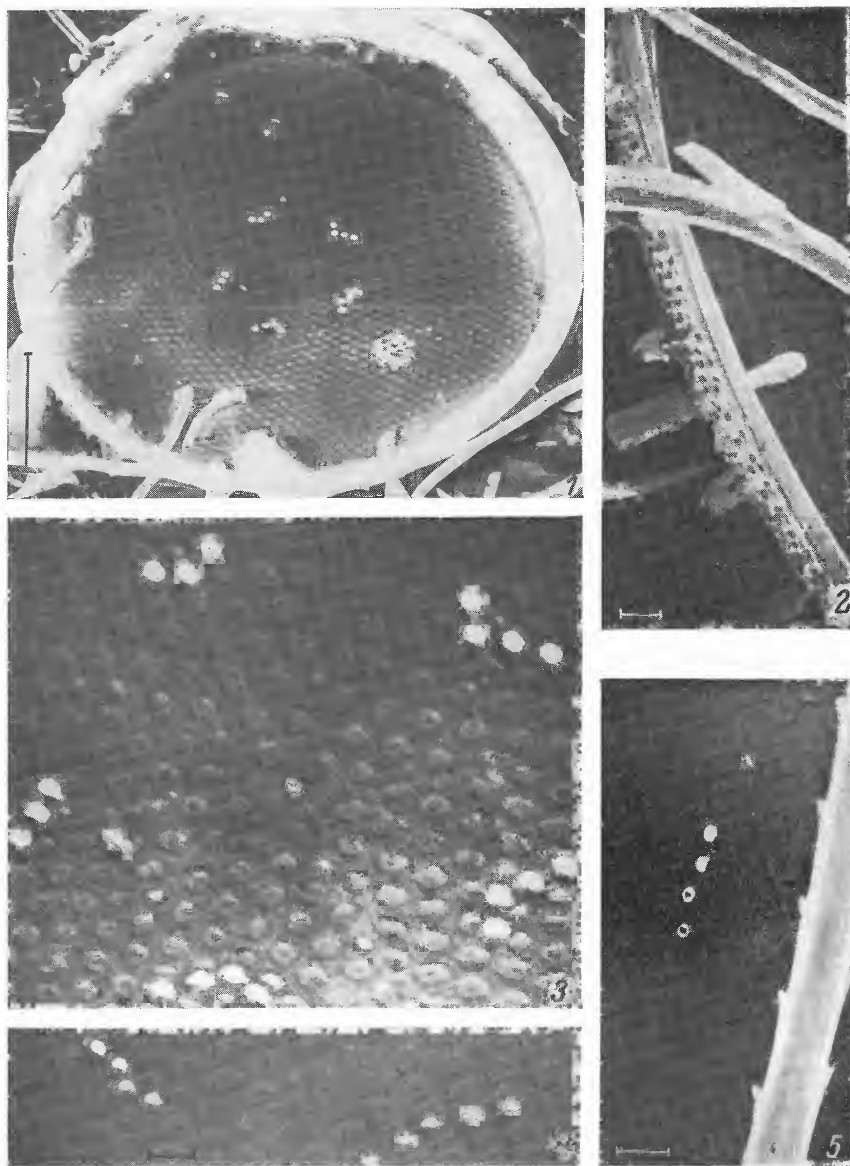


Рис. 3. *Thalassiosira anguste-lineata* (СЭМ).

Внутренняя поверхность створки: *1* — створка с хорошо заметными группами выростов с опорами близ центра; *2* — форма и длина внутренней и наружной частей двугубого выроста; *3—5* — расположение и количество выростов с опорами, образующих центральное кольцо. (Белое море). Масштабные линейки: *1*=10 мкм; *2—5*=1 мкм.

Vol. 66 *No. 10*

October, 1981

BOTANICAL JOURNAL
PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY
OF THE USSR

CONTENTS

1 р. 50 к.

Индекс
70056

СОДЕРЖАНИЕ